Avec les compliments de l'auteur
G. Bohn

BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE

ET DE LA BELGIQUE,

7413
Smith
8

PUBLIÉ PAR

ALFRED GIARD,

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR A LA SORBONNE (FACULTÉ DES SCIENCES).

22

SMITHSONIAN INSTITUTION
280268
C
U. S. NATIONAL MUSEUM

(EXTRAIT DU TOME XXXVI).

DES MÉCANISMES RESPIRATOIRES CHEZ LES CRUSTACÉS DÉCAPODES

ESSAI DE PHYSIOLOGIE ÉVOLUTIVE, ÉTHOLOGIQUE ET PHYLOGÉNIQUE

PAR

GEORGES BOHN,
Agrégé de l'Université, Docteur en médecine,
Préparateur à la Faculté des Sciences de Paris.
(12 rue Cuvier. Paris)

LONDRES,
DULAU & C°,
Soho-Square, 37.

PARIS,
Laboratoire d'Evolution des Êtres organises,
3, rue d'Ulm;
Georges CARRE, rue Racine, 3;
Paul KLINCKSIECK, rue des Écoles, 52.

BERLIN,
FRIEDLÄNDER & SOHN
N.-W., Carlstrasse, 11.

(Sorti des presses le 18 Octobre 1901).

PUBLICATIONS

DE LA

STATION ZOOLOGIQUE DE WIMEREUX

SOUS LA DIRECTION DE

Alfred GIARD,

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR A LA SORBONNE

I.

BULLETIN SCIENTIFIQUE
DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE.

TRENTE-QUATRIÈME ANNÉE (1901).

Le *Bulletin scientifique* paraît par livraisons datées du jour de leur publication. Chaque volume grand in-8°, contient 500 pages environ et de 15 à 30 planches hors texte.

Sans négliger aucune des parties des sciences biologiques, la direction s'attache surtout à publier des travaux ayant trait à l'Evolution (ontogénie et phylogénie) des êtres vivants. Les recherches relatives à l'éthologie et à la distribution géographique dans leurs rapports avec la théorie de la Descendance occupent aussi une large place dans le *Bulletin*.

Enfin, ce recueil peut être considéré comme le Journal de la Station maritime de Wimereux (Pas-de-Calais), fondée et dirigée depuis 1874 par le Professeur A. GIARD.

Les tomes III, IV, VIII, X et XI sont épuisés. Quelques exemplaires des tomes V, VI, VII et IX sont encore en vente au prix de 25 francs le volume ; les tomes XII à XVI au prix de 10 fr. ; et à partir du tome XVII au prix de 40 fr. le volume.

L'administration du *Bulletin* peut encore fournir une collection complète au prix de 1.200 francs.

Le tirage étant limité, ces prix seront rapidement augmentés.

PRIX DE L'ABONNEMENT A UN VOLUME :

Pour Paris..... **30** fr.

Pour les Départements et l'Étranger..... **32** »

L'abonnement est payable après la livraison du premier fascicule de chaque volume, et sera continué, sauf avis contraire et par écrit.

Adresser tout ce qui concerne la Rédaction et l'Administration

au Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 3, rue d'Ulm

ou à MM ALFRED GIARD, 14, rue Stanislas, } Paris.
JULES BONNIER, 75, rue Madame, }

QL
444
M33B
1901
INV

DES MÉCANISMES RESPIRATOIRES CHEZ LES CRUSTACÉS DÉCAPODES

ESSAI DE PHYSIOLOGIE ÉVOLUTIVE, ÉTHOLOGIQUE ET PHYLOGÉNIQUE

PAR

GEORGES BOHN,

Agrégé de l'Université, Docteur en médecine,
Préparateur à la Faculté des Sciences de Paris.

U. S. NATIONAL MUSEUM

INTRODUCTION

Depuis cinquante ans les sciences naturelles sont entrées dans une voie bien spéciale : les naturalistes, au lieu d'étudier les êtres vivants à la fois aux trois points de vue que doit envisager tout biologiste, ceux de la *physiologie*, de la *morphologie* et de l'*évolution*, se sont engoués d'anatomie et d'histologie, et ont laissé de côté la physiologie, du moins celle qui concerne les animaux dits inférieurs.

Tandis que les ouvrages sur la physiologie de l'Homme et des Vertébrés supérieurs sont innombrables, un seul livre, inachevé d'ailleurs, celui de KRUKENBERG, *Vergleichend-physiologische Vorträge* (1886), rend compte de ce qui a paru dans le domaine de la physiologie des Invertébrés. Quand on parcourt les index bibliographiques qui sont à la fin de chaque chapitre, on est frappé de ce fait que les quelques recherches qui ont été effectuées sur les animaux inférieurs viennent en général des physiologistes de l'Homme.

INVERTEBRATE
ZOOLOGY
Crustacea

Ceux-ci ont souvent une technique merveilleuse, les résultats auxquels ils arrivent sont d'une rigueur absolue, mais, quand ils sortent de leur domaine habituel, ils restent pénétrés de la conception anthropomorphique : ils ramènent, comme le faisaient les anciens zoologistes, tout à l'Homme ; ils expliquent les phénomènes simples qui se passent chez un Protozoaire ou chez un Cœlentéré par les phénomènes complexes qui ont lieu chez les Vertébrés supérieurs. Ils choisissent les animaux pour expériences d'après leurs instruments : ce sont ceux qui par leur taille ou par quelques dispositions spéciales se prêtent le plus facilement à l'expérimentation telle qu'ils la conçoivent, animaux *dits physiologiques*, qui sont naturellement l'objet de leur étude, et ainsi celle-ci s'éparpille sur quelques êtres pris au hasard dans le règne animal, types terminaux et aberrants pour la plupart (1), et *ne permet pas de suivre l'évolution d'une fonction*. Les médecins trouvent un certain intérêt à injecter à des animaux marins des poisons, tels que la strychnine, la digitaline, la nicotine, extraits de plantes terrestres, alors qu'il est du plus haut intérêt pour le zoologiste d'étudier les intoxications par les substances chimiques dissoutes en quantité variable dans l'eau de mer, O, CO^2, NaCl, CaO, AzH^3, ptomaïnes, etc., *substances qui dépendent de l'habitat et du genre de vie de l'animal étudié*.

C'est pénétré de la théorie de l'évolution que j'ai abordé l'étude physiologique des Crustacés ; j'ai cherché à mettre en évidence l'*influence du milieu extérieur, de l'habitat, du genre de vie (éthologie)* sur la fonction et ensuite sur la forme, et ainsi à suivre la *filiation des espèces (phylogénie)*, en deux mots j'ai essayé de faire de la physiologie comparée, *éthologique* et *phylogénique*.

J'ai essayé de faire de la physiologie éthologique, et pour cela j'ai eu recours à l'*observation sur le vivant*, si délaissée de nos jours, bien qu'elle ait fait la gloire des Réaumur, des Tremblay, des Spallanzani. Mon père m'ayant exercé à la pratiquer dès l'enfance, à l'âge de 10 ans je soupçonnais déjà l'influence des facteurs éthologiques sur la croissance des hôtes de nos mares. Plus tard en suivant les leçons de M. Giard, j'ai pu me rendre compte combien ces

(1) Ce sont la Grenouille, l'Ecrevisse, l'Escargot, le Scorpion, etc. ; il faut remarquer d'ailleurs combien antiscientifiques sont ces expressions ; qu'entend-on en effet par *la* Grenouille, alors que la Grenouille verte, la Grenouille agile, la Grenouille rousse, etc., se comportent au point de vue physiologique de manières si différentes.

facteurs sont variés et dépendent les uns des autres, et me persuader de leur importance. Mon plus profond désir serait réalisé s'il y avait dans ce travail quelques reflets de l'enseignement de ce Maître.

J'ai essayé de faire de la physiologie phylogénique, et, pour rechercher comment les changements du milieu extérieur et ceux de l'activité des animaux ont entraîné l'évolution des espèces, je suis revenu aux vieilles traditions scientifiques françaises. Sur le conseil de M. Edmond Perrier qui a bien voulu me guider dans les nombreuses *recherches expérimentales* que j'ai faites au laboratoire de St-Vaast-la-Hougue, j'ai médité longuement l'œuvre de Lamarck, et je me suis toujours efforcé d'appliquer dans les sciences naturelles les méthodes rigoureuses des sciences physiques ; ainsi je suis arrivé à me bien convaincre que toute variation qui se produit chez un être vivant est le résultat de la réaction physico-chimique de l'organisme contre le milieu extérieur.

J'ai choisi les Crustacés Décapodes, parce que chez ces animaux *toutes les fonctions pour ainsi dire extériorisées sont faciles à étudier*, et que le moindre changement dans le mode de vie détermine des variations morphologiques ; chez eux on peut arriver à expliquer les plus minimes saillies de la chitine qui revêt le corps.

J'ai choisi l'étude de la respiration, après avoir entendu au Muséum, pendant l'hiver 1896-97, les belles leçons de M. Bouvier sur l'appareil respiratoire des Arthropodes ; gagné par l'enthousiasme de l'éminent zoologiste, j'entrevis alors tout ce que l'on pouvait tirer d'un pareil sujet.

Je publie aujourd'hui une partie de mes recherches, celle qui concerne les mécanismes respiratoires ; je me réserve de traiter plus tard le côté chimique de la question.

L'étude éthologique que j'ai entreprise m'a conduit successivement en divers points du littoral français. J'ai passé trois saisons au laboratoire de St-Vaast-la-Hougue (août et septembre 1896, 16 juillet à 16 octobre 1897, 1er août à 10 septembre 1898) ; c'est donc dans cette station que j'ai effectué la majeure partie de mes observations. J'ai visité la côte du Boulonnais et travaillé au laboratoire de Wimereux (août 1899) ; j'ai séjourné à la Station zoologique d'Arcachon du 15 septembre au 3 novembre 1898 ; enfin j'ai exploré la côte provençale, séjournant successivement aux laboratoires de Tamaris et d'Endoume (septembre et octobre 1899). A Wimereux, M. Giard a attiré mon attention sur l'influence des œufs et des parasites sur la respi-

ration et les rapports qui existent entre le mode respiratoire de l'hôte et la nature du parasite. A Arcachon, j'ai eu la bonne fortune d'être initié à certaines méthodes de physiologie par M. le Professeur Jolyet. A Marseille, Marion par sa profonde connaissance des conditions éthologiques dans le golfe de Marseille a beaucoup contribué à l'achèvement de mon travail.

Dans l'intervalle de mes séjours à la mer, j'ai travaillé au laboratoire d'Entomologie et de Carcinologie du Muséum ; M. Bouvier m'y a fait faire sous sa direction l'étude anatomique de l'appareil respiratoire chez les Crustacés Décapodes, il m'a communiqué une foule d'espèces de Crabes très rares et fort intéressantes (provenant des explorations du *Travailleur*, du *Talisman*, du *Blake*, etc.) et m'a prodigué ses savants conseils avec un dévouement que je n'oublierai jamais.

Je tiens ici à exprimer toute ma reconnaissance aux savants éminents qui ont dirigé mon travail, MM. Edmond Perrier, Giard et E.-L. Bouvier, et aux distingués directeurs des laboratoires maritimes d'Arcachon et de Tamaris, MM. Jolyet et R. Dubois pour l'accueil qu'ils m'y ont fait.

Je suis heureux de pouvoir exprimer également à M. Rémy Perrier, chargé de cours à la Faculté des Sciences de Paris, toute ma gratitude respectueuse pour la bienveillance qu'il n'a cessé de témoigner à son préparateur.

Je me souviens aussi de tout ce que je dois à l'excellente amitié de M. Gravier, assistant au Muséum.

Je tiens en terminant à adresser un souvenir ému à la mémoire de mon père, qui me donna le goût des sciences naturelles, et d'une personne qui me fut particulièrement chère, Félix Bernard, et aussi à celle du professeur Marion de Marseille qui, au cours de la maladie qui l'a enlevé à l'affection de ses élèves et amis, a bien voulu s'intéresser d'une façon toute particulière à mes recherches et m'adresser des encouragements.

HISTORIQUE

La respiration des Crustacés a fait, il y a longtemps déjà, l'objet des recherches d'anatomistes, tels qu'Audouin et Milne-Edwards [D,b, 27](*). La relation du voyage de ces illustres savants à Granville et aux îles Chausey est restée classique ; accompagnés de Mesdames Audouin et Milne-Edwards, qui leur servaient d'aides, ils firent un certain nombre d'expériences sur les gros Crustacés de nos côtes, *Maia*, *Cancer*, Homard, etc. ; ils en étudièrent la circulation et la respiration, et c'est Milne-Edwards qui découvrit que le scaphognathite, exopodite de la deuxième mâchoire, est l'agent principal de la formation du courant respiratoire. Milne-Edwards [D, a, 39], dans une communication mémorable, faite à l'Académie des Sciences le 8 octobre 1838, posa le problème du mécanisme de la respiration chez les Crustacés, et le résolut en partie. Beaucoup plus tard (1883 et 86) deux zoologistes allemands contemporains, connus pour leurs recherches d'anatomie comparée, Boas [E, 80 et D, a, 83] et Claus [D, a, 86] s'intéressèrent à ce problème physiologique ; Boas le fit en initiateur : il essaya de tracer l'arbre généalogique des Crustacés en s'appuyant sur des considérations éthologiques ; Claus, reprenant les conclusions de Milne-Edwards et les acceptant sans les discuter, se tortura l'esprit pour expliquer la marche de l'eau dans la chambre branchiale ; il fut conduit à accorder aux épipodites un rôle vecteur qu'ils n'ont pas.

En 1880, Fritz Müller [D, a, 80], l'immortel auteur de *Für Darwin*, publia un court mais fort joli mémoire sur les pattes nettoyeuses *(Putzfusse)* des Crustacés, montrant ainsi ce que l'on peut tirer de ce genre de recherches. Dans leur remarquable travail sur les Bopyriens, MM. Giard et Bonnier [D, f, 87] ont montré la nécessité de reprendre l'étude de Milne-Edwards et ont rectifié un certain nombre d'erreurs commises par ce savant.

Enfin dans ces dernières années, M. Garstang [D, a, 96 et 97], le distingué savant d'Oxford, a abordé l'étude de la respiration chez les Crabes et a publié d'intéressants mémoires sur quelques espèces fouisseuses *(Corystes*, *Portumnus nasutus*, *Calappa granulata)*.

(*) Les chiffres entre crochets et les lettres qui les précèdent renvoient aux diverses parties de la bibliographie.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

Aperçu sur la phylogénie et l'éthologie des Crustacés Décapodes.

§ 1. — Le milieu marin.

L'évolution des Crustacés Décapodes s'est effectuée presque entièrement dans le milieu marin.

Pour bien la comprendre, il faut tenir compte des variations de la température, de l'éclairement et de la composition chimique de ce milieu.

Variations de la température et de l'éclairement. — D'après John Murray, les 92 % des eaux marines, c'est-à-dire celles situées au-dessous d'une profondeur de 180 mètres, sont, en toutes les saisons, à une température invariable, toujours inférieure à 4°,4, alors que les 8 %, eaux de la surface, sont à une température variable. Dans l'Océan Indien, la presque totalité des eaux profondes est à une température inférieure à 1°,7. La température n'est pas la même dans les différentes parties du Pacifique ; celle de l'Atlantique du Nord est plus élevée que celle de l'Océan Indien.

La lumière solaire ne pénètre qu'à une faible profondeur ; les fonds éclairés, ceux où poussent des Algues, ne correspondent guère qu'aux 7 % de la surface totale des fonds marins.

Variations de la composition chimique. — La composition chimique de l'eau de mer est fonction de la vie des êtres qui y habitent.

Ces êtres appartiennent à deux catégories bien différentes : 1° celle des êtres cellulaires ou plastidaires, végétaux et animaux ; 2° celle des êtres plastidulaires, Bactéries.

Influence de la vie des êtres plastidaires. — Les êtres plastidaires agissent sur la composition de l'eau de mer surtout par leurs échanges gazeux. Tous absorbent de l'oxygène et dégagent de l'anhydride carbonique (respiration) ; un grand nombre (végétaux verts et animaux ne vivant pas dans le voisinage de végétaux) absorbent de l'acide carbonique et fixent du carbone.

1° La consommation d'oxygène par les animaux est assez variable ; chez les Crustacés Décapodes, animaux actifs, les chiffres sont relativement élevés, moins cependant chez ceux des profondeurs ; j'ai constaté en effet [G, 98] qu'au mois d'octobre les *Gonoplax rhomboïdes* Roux n'absorbent que 33^{cmc} d'oxygène par heure et par kilo ; d'après MM. Jolyet et Regnard [H, 77], les Langoustes absorbent 44^{cmc} et les Homards 68^{cmc} ; chez les animaux littoraux, au contraire, l'absorption de l'oxygène est plus prononcée, qu'il s'agisse de Macroures, d'Anomoures ou de Brachyures : *Eupagurus bernhardus* Linné, 120^{cmc} (expérience personnelle 17 octobre 98, avec l'appareil de MM. Jolyet et Regnard), — *Palæmon squilla* Linné, 125^{cmc} (J. et R.), — *Cancer pagurus* Linné, 107^{cmc} (J. et R.) ; chez le *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., qui vit en partie dans l'air, j'ai obtenu le chiffre de 127^{cmc},8, et cela en plaçant ce Crustacé dans un simple flacon où l'oxygène n'a pas tardé à faire défaut.

2° Si dans les conditions normales, le rapport de l'anhydride carbonique dégagé à l'oxygène absorbé, $\frac{CO^2}{O}$, est égal à environ 0,8, à l'approche de l'hiver et dans certains fonds, comme je l'ai constaté [G, 98], ce rapport diminue et devient même négatif, c'est-à-dire qu'il y a absorption d'une certaine quantité de CO^2 par les Crustacés.

J'ai montré ailleurs [D,c, 01] que c'est là une manifestation de la défense des animaux contre l'acide carbonique, quand les végétaux sont insuffisants à protéger ceux-ci contre cet acide.

La respiration et l'absorption de l'anhydride carbonique, tant par les végétaux que par les animaux, influent sur l'acidité de l'eau de mer.

Toutes les fois que j'ai recueilli de l'eau sur le littoral, j'ai constaté qu'elle était légèrement acide à la *phtaléine du phénol* : il faut ajouter une certaine quantité d'un liquide alcalin pour obtenir la teinte rose ; or, cette méthode de virage est extrêmement sensible. *Les eaux où les manifestations vitales sont le plus accentuées sont donc légèrement acides* ; si ces eaux deviennent, ou neutres, ou légèrement alcalines, les animaux littoraux souffrent et souvent même finissent par périr ; ceci est opposé à ce que l'on admet généralement à savoir que la vie s'effectue en milieu alcalin et que les acides sont des agents de mort !

Cette acidité des eaux littorales est due à l'acide carbonique rejeté par les êtres qui y vivent, et qui ne suffisent pas à l'absorber.

On conçoit qu'à cause de la distribution irrégulière des Algues et des animaux et aussi à cause des courants variables l'acidité de l'eau de mer soit soumise à des changements considérables dans l'espace et dans le temps.

Thoulet a signalé que la quantité de CO^2 est moindre dans les mers chaudes que dans les mers froides (sans doute parce que le phénomène d'absorption d'acide carbonique est plus intense, voir plus loin).

Etant à Arcachon, j'ai eu l'occasion de faire sous la direction de M. Jolyet un certain nombre d'analyses d'eau de mer ; les échantillons ont été prélevés, ou bien au débarcadère d'Arcachon, 2 heures avant la haute mer, ou bien (une fois) dans la passe nord à 10 mètres de profondeur ; dans l'espace de quelques jours, j'ai obtenu des chiffres extrêmement variables (centimètres cubes par litre).

	CO^2	O	Az	CO^2 comb.	T
17 octobre 1898.....	9,19	2,96	13,05	»	18°
18 — Bassin	11	6,2	11,7	»	18°
19 — Chenal	3,6	6,0	12,6	»	18°
22 —	7,1	5,9	11,7	42,3	16°5
25 —	1,82	7,21	10,86	42,3	15°
29 —	1,7 3,0	6,4 3,8	12,2 12,0	46,1 46,4	15°

M. Jolyet a trouvé jusqu'à 15cmc de CO^2 par litre d'eau (15°) et rarement moins de 3cmc. MM. Jolyet et Regnard [H, 77] ont d'ailleurs fourni les analyses suivantes :

	CO^2	O	Az	CO^2 comb.
Concarneau, août...	9,2 — 9,1	4,5 — 4,8	12,5 — 12,8	35,5 — 36
Croisic, septembre..	2,1 à 3,6	5,6 à 6,3	12,9 à 14	41,5 à 43,7
Dieppe, octobre.....	5,0	5,7	14	62,0

Influence de la vie des Bactéries. — Dans une étude sur les causes chimiques de l'évolution [D,c, 01], j'ai montré que les Bactéries nitrifiantes et dénitrifiantes jouent dans la mer un rôle aussi important que dans le sol.

« Des recherches récentes m'ont conduit à penser que les bactéries de la mer se comportent comme celles du sol. Vernon [G, 98] a indiqué le rôle que jouent les organismes nitrifiants et dénitrifiants dans la purification de l'eau de mer, mais il lui a semblé que les algues avaient des actions analogues : en effet, les algues vertes, telles que l'*Ulva latissima*, entraînent la diminution de l'ammoniaque libre de l'eau de mer assez rapidement, et aussi l'augmentation de l'ammoniaque combinée ; les algues rouges ont un effet inverse sur l'ammoniaque libre ; la filtration de l'eau à travers le sable où pullulent des diatomées, algues brunes, entraîne la disparition presque totale de l'ammoniaque libre. Or, ayant examiné à mon tour l'influence de diverses algues sur le degré d'alcalinité de l'eau de mer, j'ai reconnu que la même espèce d'algue, suivant l'habitat et la saison, se comporte de façons diverses, et je serais assez disposé, pour expliquer cette inconstance d'allure, à admettre des associations symbiotiques des bactéries avec les algues ».

L'ammoniaque libre semble se développer très particulièrement dans les fonds à Algues calcaires, ce qui correspond à une remarque de M. Bouvier, qui a observé que souvent les

fonds de dragues répandent une forte odeur d'alcali volatil (1).

Avec les Bactéries, intervient donc un second facteur éthologique important, l'*ammoniaque*.

Influence simultanée de la vie des êtres plastidulaires et de la vie des êtres pluriplastidaires. — Calcification. — J'ai constaté que dans une eau faiblement additionnée d'ammoniaque, les Crustacés qui vivent d'habitude dans les eaux littorales se modifient physiologiquement dans le sens des habitants des fonds à Algues calcaires, et que, dans ces conditions, le dégagement de CO^2 devient très faible ou nul, bien qu'il y ait absorption de O.

Il semble que l'excrétion de CO^2 ne se fasse pas, afin de neutraliser dans le sang et les tissus l'ammoniaque qui tend à y pénétrer ; le résultat de cette neutralisation doit être la formation de carbonate d'ammoniaque, et finalement de carbonate de chaux.

On sait en effet que le carbonate d'ammoniaque, qui est l'un des derniers termes de l'excrétion chez les êtres vivants, agit sur le sulfate de chaux soluble, suivant la réaction suivante :

$$\underset{\text{Soluble}}{SO^4\,Ca} + CO^3\,(Az\,H^4)^2 = \underset{\text{Insoluble}}{CO^3\,Ca} + SO^4\,(Az\,H^4)^2$$

L'optimum thermique de cette réaction est au-dessus de 20° C ; la double décomposition indiquée se fait en effet plus rapidement à des températures élevées (26°) qu'à des températures basses (moins de 8°); telle est la raison pour laquelle la sécrétion du calcaire est plus abondante dans les *régions tropicales* que dans les régions polaires (Algues, Foraminifères, Coraux, Echinodermes, Crustacés, Mollusques) et dans les *eaux de surface* que dans les abysses ; de là résulte la lente migration du calcaire, des pôles vers les tropiques [Murray et Irvine].

J'ai constaté que le calcaire se produit aussi dans des circonstances différentes de celles qui viennent d'être indiquées, contraires, semble-t-il. A l'approche de l'hiver, lorsque la température de l'eau s'abaisse de 20 — 18° C à 16 — 14°, un grand nombre d'organismes littoraux développent du calcaire à l'intérieur de leurs tissus ; c'est

(1) L'ammoniaque peut être introduite accidentellement dans l'eau de mer ; c'est ce qui a eu lieu pendant longtemps à l'entrée du port de Marseille, où se déversaient les égouts de la ville.

le phénomène que M. Giard a désigné sous le nom de *calcification hibernale*, et auquel il a consacré une étude dans les *C. R. de la Soc. de Biol.*, 5 novembre 1898 [G, 98]. J'ai reconnu que ce phénomène est lié à l'absorption de CO^2 que je signalais il y a quelques instants, et qu'il est présenté, même en été, par divers animaux qui habitent les fonds à Algues calcaires *(Lithothamnium)*, à des profondeurs de 20 à 40 ^{m}, où la température de l'eau est plus basse qu'à la surface.

Tous ces faits nous amènent à considérer la composition saline de l'eau de mer ; elle est assez constante. En tout point de l'Océan, et à quelque profondeur que ce soit, il y a toujours le même rapport entre les poids des divers sels dissous ; seul le calcaire présente de très légères variations ; on a remarqué qu'il y a en plus en solution dans les eaux profondes et mêmes intermédiaires que vers la surface [Dittmar, G, 85].

Toutefois, dans la zone littorale, la salure de l'eau peut diminuer, par suite de l'apport des eaux douces.

J'aurai à tenir compte des faits indiqués dans ce paragraphe pour l'étude physiologique que j'ai entreprise.

§ 2. — Etude des divers habitats dans les stations ou a été fait ce travail, et en particulier étude de la nature du fond.

La nature géologique et la configuration de la côte ont naturellement une grande influence sur les conditions d'habitat que l'on rencontre dans une station donnée.

J'ai travaillé dans la Manche, à la pointe de la Hougue et sur la côte du Boulonnais.

L'île de Tatihou et la presqu'île de la Hougue ne sont que les débris d'un massif granitique plus ou moins rongé par la mer.

A Wimereux et à Boulogne au contraire affleurent des bancs d'un calcaire gréseux portlandien.

St-Vaast-la-Hougue. — *Les détroits. Les fonds vaseux. Les Zostères. Diverses zones caractérisées par les Algues.*— Au nord-ouest, l'île de Tatihou, où est installé le laboratoire du Muséum, est séparée de St-Vaast par un large détroit qui émerge à mer basse, sauf quelquefois dans les périodes dites de *morte eau* ; ce détroit est

appelé *le Rhun* ; il est couvert de rochers et dans une grande partie de son étendue les habitants du pays y ont installé depuis longtemps des parcs pour l'élevage des Huîtres.

Au sud, Tatihou est séparé de *l'Ilet*, par un détroit moins large, bombé transversalement en son milieu, qui émerge également à basse mer.

A l'est, les rochers s'étendent sans discontinuité de l'île à la pleine mer, où se dresse *la Dent* ; mais, dans les grandes marées, à basse mer, on reconnaît l'existence d'un troisième détroit, plus profond que les deux premiers, entre ce massif et la pointe rocheuse du *Cavat*, située en pleine mer.

De Tatihou, on aperçoit la longue presqu'île de *la Hougue* qui s'avance vers le sud ; entre les murs du fort et les rochers qui forment la pointe en pleine mer, se trouve un défilé analogue aux détroits de Tatihou.

Tous ces détroits sont, me semble-t-il, la caractéristique de cette région de St-Vaast ; le plus profond, celui du Cavat, n'est pas abandonné complètement par la mer, même à l'époque des grandes marées ; tous, sauf quelquefois le Rhun, restent submergés à l'époque de la morte eau.

La nature des fonds est extrêmement variable ; les *fonds rocheux* dominent, mais souvent ils font place à de vastes nappes de *sable*, comme celle qui s'étend de Tatihou à Réville, comme aussi la bande de *sable coquillier à Solen* qui se trouve en avant de la jetée. La *vase* s'accumule en bien des anfractuosités ; dans le port, elle abonde ; en face, de Tatihou à l'Ilet, elle forme une bande littorale ; la grande dépression qui s'étend entre la Hougue et Morsalines, et qui a reçu le nom expressif de *Cul de Loup*, est envahie complètement par la boue, et on retrouve celle-ci jusque dans le détroit de la Hougue.

La vase est l'une des caractéristiques de toute cette région, qui fait contraste complet avec celle de la pointe de Gatteville, battue constamment par les eaux venant du large, et je montrerai dans la suite combien diffèrent, au point de vue physiologique, les Crabes de l'une et de l'autre régions.

La distribution des Algues autour des îlots de la région de la Hougue est celle d'une côte granitique dans une *mer fermée*, et dans les points où la mer est calme, dans les endroits où se sont

accumulées des vases argileuses, poussent d'abondantes prairies de *Zostères*. Au contraire à la pointe de Gatteville les Algues sont celles d'une *mer ouverte*.

Le tableau suivant indique la succession des zones dans la région de la Hougue.

	ROCHERS				VASES
	ALGUES			MOLLUSQUES	
	VERTES	BRUNES	ROUGES		
1m50					
2m.	Ulves....	*Pelvetia canaliculata*. *Fucus platycarpus* ...		Balanes..... Trochus.....	
2m.		*Fucus vesiculosus*....		Patelles.....	
3m.		*Fucus serratus*.....			
0m50			*Algues rouges non incrustantes* ..... Ceramium rubrum... Furcellaria fastigiata. Corallina officinalis.. Jania rubens.....	Buccins.....	*Zostères*.
		Laminaires..... L. flexuosa ..... L. saccharina			
			Algues rouges incrustantes ..... Melobesia..... Lithothamnium		

Aux marées hautes d'équinoxe, la mer oscille de la zone à *Pelvetia canaliculata* à celle des Laminaires ; aux marées de morte eau, de la zone à *Fucus platycarpus* à celle à *Fucus vesiculosus*.

Dans les points où la mer est plus agitée, les *Fucus* font place à des *Ascophyllum*. Dans les zones à *Fucus vesiculosus* et à *F. serratus*, deux sortes d'Algues brunes, les *Cystoseira* et les

Halydris, sont des repaires de Crustacés (*Pisa*, Isopodes); ces Algues et Crustacés abondent à Gatteville (mer ouverte).

On peut remarquer que les Algues rouges n'apparaissent qu'avec les zones un peu profondes, et que la fonction calcigène augmente avec la profondeur; au-dessus des Laminaires, les Algues rouges ne sont pas incrustantes, mais déjà les Corallines *(C. officinalis* et *Jania rubens)* sécrètent du calcaire; les touffes de Corallines, comme celles des *Cystoseira*, renferment toute une faune spéciale (Caprelles, etc.).

Au large, parmi des fonds de 40 mètres, à Hydraires (Antennulaires, Sertulaires, Plumulaires) et à coquilles d'Huitres trouées, se trouvent des hauts fonds *(Petit Nord)* de 20 à 25 mètres occupés par des Algues rouges calcaires, les *Croix rouges* ou *Lithothamnium*, et caractérisés également par une faune tout à fait spéciale (Ebalies, *Eurynome aspera* Pennant, *Eupagurus cuanensis* Thompson, etc.); j'ai montré que tous ces animaux présentent plus ou moins le phénomène de l'absorption de l'anhydride carbonique.

En résumé, à St-Vaast-la-Hougue, j'ai pu étudier: 1° l'influence d'un *agent mécanique*, la vase; 2° les influences des *substances chimiques* dues aux *Cystoseira* et aux *Halydris* d'une part, aux Corallines et aux *Lithothamnium* d'autre part.

Wimereux. — *Bancs d'Hermelles. Sables.* — Les falaises du Boulonnais sont formées par des bancs d'un grès calcaireux intercalés dans les argiles portlandiennes; ce calcaire forme des roches battues par la mer, à Audresselles, à la Pointe-à-Zoie, à la Tour de Croÿ, à la Crèche, et même à l'entrée du port de Boulogne; ces roches ont la forme de plateformes, ou de tables surplombantes. Dans la zone qui ne découvre que par des marées assez fortes, on voit se développer en bordure ou sur le dessus de la roche des colonies d'Hermelles (*Hermella alveolata* Sav.); au début ce sont de petits amas de forme bombée constitués par la juxtaposition des tubes calcaires de ces Annélides; bientôt les tubes se recouvrent et s'enchevêtrent les uns dans les autres et forment finalement des « rochers artificiels, hauts parfois de plus d'un mètre, d'une structure caverneuse, dont les grandes cavités servent d'abri aux Poulpes, aux Congres, aux Homards, etc.; la voûte de ces cavernes est tapissée d'Ascidies, de Bryozoaires, d'Hydraires, d'Alcyons, de *Salmacina*, etc.; en les brisant à coups de marteau, on en fait sortir une foule

d'autres animaux, Annélides, Némertiens, Siponcles, *Tapes*, etc.; et l'on y trouve, blottis dans les moindres anfractuosités, des *Pilumnus hirtellus* de toutes dimensions; il est facile quand la mer se retire suffisamment de recueillir en quelques heures des centaines de ces Crustacés » [Giard et Bonnier. D, f, 87]. Ces roches d'Hermelles constituent une des particularités éthologiques les plus curieuses de Wimereux. Elles se développent en général sur les côtes calcaires, remplaçant les Zostères des côtes granitiques, c'est-à-dire au niveau des Algues rouges non incrustantes et des Laminaires.

Sur la côte du Boulonnais, les sables, qui prennent tant d'extension plus au Nord, forment déjà d'assez vastes étendues (Ambleteuse, au pied des dunes; port de Boulogne). De temps à autre les vases du port de Boulogne salissent une partie de la côte.

Arcachon. — *Les sables.* — Pour étudier les habitants d'une plage de sable, le mieux est de se rendre à Arcachon. J'ai décrit précédemment [B, 99] la configuration du bassin, vaste cuvette creusée dans le sable, présentant des hauts fonds bordés de Zostères *(crassats)* et des *chenaux*. On trouve quelques rochers à la pointe de l'Aiguillon et des eaux saumâtres dans l'ancien fond du bassin.

Marseille. — *Faune des ports. Calangues à Ulves et calangues à Algues incrustantes. Broundo. Prairies de* Posidonia. — Les fonds du golfe de Marseille ont été admirablement décrits par Marion [B, 83]. Dans son étude sur la faune du golfe, ce savant distingue : 1° la faune des ports; 2° la zone littorale (zone émergée, zone immergée, plages); 3° les Zostères (fonds des calangues, prairies littorales, Zostères de 10 à 20 mètres); 4° le pourtour des prairies de Zostères, *Broundo* des pêcheurs marseillais (graviers coralligènes et graviers à Bryozoaires, sables vaseux); 5° les fonds vaseux.

Lorsque les égouts de Marseille se déversaient dans le vieux port, on trouvait dans la passe du fort St-Jean des formes des profondeurs, et en particulier celles du Broundo; j'attribue ce fait signalé par Marion à la présence d'ammoniaque dans l'un et l'autre de ces milieux.

Au pied de la Corniche, la côte est rocheuse, ainsi qu'en face aux Iles; ici et là, elle présente des anfractuosités ou *calangues*. Celles du fond du golfe, soumises aux apports d'eau douce, sont particulièrement favorables au développement des Ulves; quelques *Cystoseira* et diverses Floridées accompagnent ces Algues vertes. Les

calangues des Iles (Eaux vives) sont bordées d'une sorte de bourrelet calcaire formé par des Algues : *Melobesia corallina*, *Lithophyllum incrustans*, *L. cristatum*, *Amphiroa*, Corallines, etc., au-dessous desquelles se trouvent des Cystoseires (*C. ericoïdes*, *discors*, etc.) ; les Algues vertes sont rares ; on trouve parfois d'autres Algues rouges que les Algues calcaires : *Dictyota*, *Halyseris*, etc. Les Crustacés de ces deux sortes de calangues sont assez différents ; dans les premières, on trouve surtout des *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., des *Eriphia spinifrons* Herbst, des *Xantho rivulosus* Risso ; dans les secondes, les Grapses et les Eriphies sont plus rares et vivent en tout cas en dehors des Algues calcaires et surtout des *Cystoseira* qui les intoxiquent, mais qui attirent en revanche, comme à St-Vaast, des *Pisa tetraodon* Pennant ; parmi les Algues calcaires, on peut recueillir [Marion] des *Acanthoxyx lunulatus*, des *Pisa corallina*, des *Lissa chiragra*, à la carapace toute déformée par la calcification, des *Pilumnus villosus*, alors que l'on trouve les mêmes espèces *(Pisa corallina, Lissa chiragra)* ou des espèces voisines *(Pilumnus spinifer)* dans le Broundo.

Marseille se prête donc comme on le voit à l'étude des *associations des animaux et des Algues*.

Tamaris. — *Racines des* Posidonia. — La rade de Toulon renferme des eaux souvent fort impures, ce qui explique la présence de formes des profondeurs dans ses eaux superficielles (*Gonoplax rhomboïdes* Roux et *Ilia nucleus* Herbst). Une foule d'espèces de Crustacés se rencontrent sous les pierres, au bord de l'eau, ou bien dans les racines des *Posidonia*, qui s'enfoncent dans un sable caillouteux, plus ou moins vaseux (Xanthes, Pagures variés, Alphées, etc.) ; tous ces animaux vivent à une faible profondeur dans une eau qui se désale et qui s'échauffe rapidement.

Dans les diverses stations que je viens de passer en revue j'ai pu étudier les influences biologiques de la *température*, de la *quantité de lumière*, du *degré de salure* et d'*oxygénation*, de la *nature des Algues*, de la *qualité du fond* ; ce sont là en effet d'après Marion [13, 83] « les principaux agents perturbateurs de la nature organique et de la distribution géographique des êtres vivants ».

§ 3. — *Natantia* ET *Reptantia*.

Les Décapodes, dont j'ai observé la vie dans les divers milieux que je viens de signaler, sont des Crustacés supérieurs caractérisés : 1° par un thorax muni de huit paires d'appendices (3 paires de pattes mâchoires bifurquées et 5 paires de pattes ambulatoires), enveloppés plus ou moins par une expansion céphalique, la carapace ; 2° par un abdomen de 7 segments, — développé chez les formes primitives du groupe, les Macroures, et muni alors d'appendices natatoires, — fort réduit, au contraire chez les formes spécialisées, les Brachyures. (Dans ce travail j'ai insisté davantage sur ces dernières).

Les Décapodes dérivent de formes nageuses, les Schizopodes (Mysis), caractérisées par les appendices thoraciques tous semblables et bifurqués, les exopodites servant de rame ; chez les Décapodes adultes ceux-ci subsistent seulement sur les pattes mâchoires, et perdent d'ailleurs leur rôle natatoire.

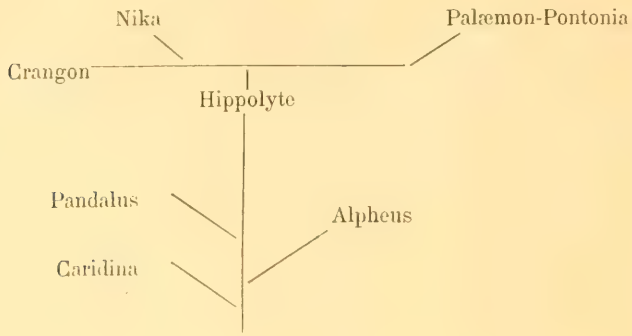
Malgré cela, beaucoup de Décapodes sont restés nageurs (nageurs par leurs rames abdominales), ce sont les *Natantia* de Boas [F, 80], groupe qui comprend : 1° les formes ancestrales de Décapodes, les Pénéides (1) et 2° les Crevettes variées, les *Eucyphota (Palæmonidæ)*. Boas oppose aux nageurs, *Natantia*, les marcheurs, *Reptantia ;* j'adopterai naturellement ici cette distinction éthologique, qui m'a conduit à l'explication d'un certain nombre de particularités de la respiration.

§ 4. — Divers modes de vie des *Eucyphota*.

Je n'ai pas la prétention d'esquisser ici l'arbre généalogique des *Eucyphota* ; je me contenterai d'indiquer les divers modes de vie des quelques espèces que j'ai pu observer : *Athanas* et Alphées, *Caridina*, *Pandalus*, Hippolytes, Palémons, *Nika*, *Crangon*,

(1) Je n'ai pu étudier les Pénées à l'état vivant.

c'est-à-dire la plupart des types qui figurent dans l'arbre généalogique que l'on doit à Boas [F, 80].



Alphéidés. — *Conditions spéciales de l'habitat de l'*Athanas nitescens Leach. *En général, les Alphéidés recherchent les Algues calcaires et les formations coralliennes; ils sont sédentaires et offrent des convergences reptantiennes.* — Les Alphéidés sont les plus primitifs des *Eucyphota* ; Coutière dans sa thèse [A, 99] a très bien étudié les divers modes de vie et les habitats de ces animaux, si rares dans nos mers septentrionales.

Dans la Manche, on ne trouve guère qu'une espèce, très commune du reste, l'*Athanas nitescens* Leach. L'*Alpheus ruber* M.-Edw. figure parmi les Crustacés de la Grande-Bretagne décrits par Bell [B, 53], mais il ne s'agit que d'un échantillon trouvé dans l'estomac d'une Morue à Falmouth ; il figure aussi dans la liste des Crustacés des Iles Anglo-Normandes donnée par Kœhler [B, 86], fait qui peut s'expliquer par l'influence du Gulf Stream sur cet archipel, car on y trouve également les Xanthes qui font défaut sur les côtes normandes, le *Stenorhyncus Ægyptius* M.-Edw., espèce essentiellement méditerranéenne, etc. A Herm, l'*Alpheus ruber* M.-Edw. vit sous les pierres, dans les mêmes conditions que l'*Athanas nitescens* Leach. J'ai rencontré celui-ci à Saint-Vaast sous les cailloux qui découvrent lors des marées assez fortes, dans la zone où commencent à apparaître les Algues rouges (1), particulièrement dans les endroits où les courants apportent de la vase (défilé de la Hougue du côté du Cul de Loup, et aussi Cavat).

(1) Presque toujours dans les points où se montrent les *Ascophyllum*, c'est-à-dire ceux où l'eau est particulièrement agitée.

J'ai retrouvé l'*Athanas nitescens* LEACH dans le bassin d'Arcachon sous les cailloux de la pointe d'Eyrac, dans des eaux souillées d'impuretés, et à l'entrée du port de Marseille (passe du fort St-Jean), dans une eau encore plus impure. Dans ces deux stations il vit comme à St-Vaast dans la vase et en compagnie du *Portunus arcuatus* LEACH.

Sa teinte est souvent d'un gris verdâtre pointillé de rouge ; d'autres fois sur un fond bleu s'épanouissent de superbes et nombreux chromatoblastes rouges, tandis qu'une bande blanche s'étend sur le dos de l'animal ; dans les aquariums il peut devenir à la longue d'un rouge vif uniforme. On trouve dans les descriptions des auteurs (COUTIÈRE, p. 472), des faits analogues ; CZERNIAWSKY en particulier a décrit de nombreux spécimens vivant parmi les *Cystosyra*, sur un fond pierreux, et présentant d'importantes variations de couleur.

A Marseille, les *Alpheus dentipes* GUÉRIN-MÉNEVILLE se rencontrent dans les prairies littorales, dans les calangues coralligènes et dans le Broundo. A Tamaris on les trouve à une faible profondeur, au milieu des racines de *Posidonia*, dans des eaux relativement impures ; ils sortent la nuit de ces racines.

Le « Challenger » en a dragué au Cap Vert, sur un fond corallien, par 52 brasses, et le Talisman, dans la même localité, par 80^{m}-100^{m}. Ainsi quand les Alphéidés gagnent les profondeurs, c'est pour rechercher les fonds coralliens. Dans les mers chaudes, ils pullulent parmi les formations coralliennes sublittorales ; il en est ainsi dans la région indo-pacifique ; sur les côtes américaines, BROOKS et HERRICK ont noté que ces Crustacés vivent en très grand nombre dans les îlots coralliens, dont ils sont les habitants les plus caractéristiques ; enfin COUTIÈRE a décrit les nombreuses espèces qui vivent dans les récifs de Djibouti ; là ils logent à l'intérieur des Éponges (oscules, canaux tortueux), ou parfois creusent des galeries dans la vase calcaire ou sous les dalles de pierre.

Cette recherche des Algues calcaires (Broundo) ou des formations coralliennes (récifs) est la tendance dominante dans le groupe des Alphéidés. C'est là sans doute la manifestation d'une affinité chimique particulière entraînant la vie sédentaire.

Ces animaux s'abritent en effet sous les pierres, dans les Éponges, parmi les racines de *Posidonia*, dans les anfractuosités des massifs coralliens ; dans ces conditions leur faculté visuelle s'affaiblit, et les yeux tendent à être recouverts par un prolongement de la carapace ;

la locomotion se réduit à une sorte de glissement horizontal, en ligne droite et silencieux ; on n'observe pas les mouvements abdominaux qui déterminent les brusques saccades de la plupart des Salicoques : Pandales, Hippolytes, Palémons, et, comme l'a bien montré Coutière, ce mode de locomotion converge vers celui des Thalassiniens, qui vivent dans des galeries.

Hippolytidés.— *Hippolyte* et *Virbius*. — *L'*Hippolyte Cranchi Leach *se rapproche des Alphéidés par l'habitat. Les* Virbius, *au contraire, sont indifférents au choix de l'Algue, et présentent le phénomène de l'adaptation chromatique.* — Les espèces d'Hippolytidés que l'on rencontre le plus communément, aussi bien dans la Manche ou l'Océan que dans la Méditerranée, sont l'*Hippolyte Cranchi* Leach (y compris l'*H. crassicornis* de M.-Edw.), le *Virbius varians* Heller (*H. varians* Leach), et le *Virbius viridis* Heller (y compris l'*H. Brullei* de M.-Edw.) ; ce dernier se rencontre dans les Iles Anglo-Normandes, en Vendée, à Arcachon, à Marseille, c'est-à-dire dans des eaux relativement chaudes ; le *Virbius varians* Leach, lui, abonde partout et remonte fort au nord. J'ai trouvé quelques autres espèces, mais des exemplaires isolés qui ne m'ont pas permis une étude physiologique sérieuse.

Les *Virbius* se distinguent des *Hippolyte* par le nombre considérablement réduit des épipodites;les *Hippolyte* sont donc sous certains rapports plus primitifs que les *Virbius*. L'*H. Cranchi* Leach, que l'on rencontre sur le rivage et dans les profondeurs, a encore quelque peu les tendances éthologiques des Alphéidés; il recherche les *Cystoseira* et les Algues rouges calcaires, et ses mouvements sont assez lents. Je l'ai trouvé au Cavat parmi les Corallines;les dragages dans les fonds à *Lithothamnium* de St-Vaast ramènent en abondance des échantillons presque transparents ; à Marseille, l'*H. Cranchi* Leach vit dans les calangues aux eaux vives, près des Algues rouges incrustantes, et il y est mimétique (brun, dans les *Cystoseira*, rouge, parmi les Floridés) ; il s'accroche à la drague qui se promène dans les graviers coralligènes.

Les *Virbius* sont beaucoup plus actifs, et ils semblent indifférents au choix de l'Algue. Le *V. varians* Leach vit parmi les Zostères, les Algues brunes, les Floridées, les Corallines, et sa teinte, variable, (verte, brune, rouge, bigarrée) s'harmonise avec celle de ces plantes marines.

On a prétendu que les variations de coloration pouvaient se produire assez rapidement, soit sous l'influence d'un changement de milieu, soit sous celle d'un éclairement variable (rouge, à l'obscurité ; brun, à la demi-obscurité ; vert émeraude, à la grande lumière). Le *V. viridis* Otto, abondant à Arcachon, est également tantôt vert ou brun, suivant les Algues dans lesquelles il vit; bien qu'il ne se rencontre dans la Manche qu'à Jersey (à ma connaissance du moins) il ne paraît pas très sensible au refroidissement de l'eau à l'approche de l'hiver.

Les *Virbius* peuvent vivre au milieu des diverses Algues, mais cela n'empêche pas qu'ils doivent être soumis, de la part de certaines, à des phénomènes d'intoxication, qu'il serait, j'en suis convaincu, intéressant d'étudier pour la compréhension de l'adaptation chromatique.

Palémonidés. — *Leur grande activité. Les espèces et leurs divers habitats.* — Les Palémons *(Palæmon* ou *Leander)* sont parmi les *Eucyphota* les plus nageurs, les moins sédentaires.

Faire l'étude des habitats des Palémons, c'est presque faire la spécification de ces animaux.

Celle-ci exige que l'on distingue les Palémons des côtes d'Angleterre et de la Manche, et les Palémons spéciaux à la Méditerranée.

	ANGLETERRE	MÉDITERRANÉE
Rostre long ou assez long..	*Palæmon serratus* Pennant...	*P. treillianus* Risso..... *P. xiphias* Risso = ... *P. crenulatus* Risso.....
Rostre court..	*P. squilla* Linné..... *P. Leachi* Bell..... *Palæmonetes vulgaris* Leach...	*P. rectirostris* Zaddach..

Cette distinction ne doit pas être prise *à la lettre* ; les Palémons de la première catégorie, que l'on rencontre aussi dans la Méditerranée, sont surtout connus par la description des auteurs anglais, Leach [B, 18-21] et Bell [B, 53] ; pour les autres, il faut remonter aux descriptions classiques de Risso [B, 26] et de Roux [C, 28] ; et on arrivera peut-être à identifier des espèces de l'une

et l'autre origine (*P. squilla* LINNÉ ou *P. Leachi* BELL et *P. rectirostris* ZADDACH par exemple).

Les *P. serratus*, *treillianus*, et *xiphias* (ces deux derniers étaient confondus volontairement par MILNE-EDWARD) ont un rostre qui dépasse plus ou moins l'appendice lamelleux des antennes externes, qui se relève plus ou moins vers l'extrémité et qui est muni de nombreuses dents.

P. serratus (1)	*P. treillianus*	*P. xiphias.*
$\frac{8.7}{6.5.4}$ 2.3	$\frac{8.7}{6.5}$ 2	$\frac{7}{5 \text{ ou } 4}$ 2

Les autres Palémons cités ont au contraire un rostre court, droit et un nombre de dents qui va constamment en diminuant.

P. squilla (1)	*P. rectirostris*	*P. Leachi*	*P. varians.*
$\frac{9.8.7}{4.3}$ 2	$\frac{8.7.6}{4.3}$ 2	$\frac{6.5}{4.3.2}$	$\frac{6.5.4}{3.2}$

Le rostre de toutes ces espèces est assez variable, en particulier le nombre de dents au bord supérieur et au bord inférieur.

L'ornementation est plus constante pour chaque espèce, mais la teinte varie d'une localité à l'autre, suivant la nature du fond ou de l'eau, comme on peut le constater expérimentalement.

Malgré la variabilité du rostre et de l'ornementation, c'est surtout sur les caractères de l'une ou de l'autre qu'ont été établies les différentes espèces ; or, les conditions de vie dont ces caractères dépendent sont assez différents dans la Manche et la Méditerranée, ce qui expliquerait que des formes quelquefois très voisines aient été décrites sous des noms différents. Mais cela n'a pas d'importance ici où il s'agit d'une étude de physiologie éthologique ; nous verrons souvent que deux représentants d'une même espèce vivant dans des conditions différentes sont plus dissemblables au point de vue physiologique que les représentants des deux espèces vivant dans le même milieu (2).

(1) D'après mes observations personnelles, à St-Vaast et à Marseille ; la signification de la formule est la suivante : $\frac{\text{dents du bord supérieur}}{\text{dents du bord inférieur}}$ petites dents de l'extrémité.

(2) Je n'ai pas la prétention ici de discuter les espèces de Palémons ; il faudrait faire pour cela, ce qui n'a jamais été fait jusqu'ici, la morphologie comparée des divers appendices.

Dans la Manche, les *P. serratus* recherchent les fosses rocheuses profondes, n'approchant du littoral que certaines années; les *P. squilla*, si abondants parmi les Zostères, se rencontrent fréquemment dans les flaques d'eau à marée basse, flaques d'eau qui peuvent subir une surchauffe assez considérable. J'ai trouvé des *P. squilla*, mais de petite taille, dans des eaux saumâtres, stagnantes, même à quelque distance de la mer. J'ai pu observer des intermédiaires entre eux et les *Palæmonetes vulgaris*, qui eux peuvent parfaitement vivre dans l'eau douce, momentanément du moins; ces formes de passage répondent sans doute au *P. Leachi* de Bell.

Le corps des *P. treillianus* qui vivent dans les eaux souvent limpides des calangues est transparent, celui des *P. xiphias* est translucide et a un peu l'aspect de l'huile, jaune verdâtre; c'est là une teinte en rapport avec les herbages des fonds qu'ils habitent. Le tégument des uns et des autres présente des chromatoblastes rouges, mais ceux-ci ont une disposition absolument différente: chez les *P. treillianus*, ils dessinent des bandes transversales sur l'abdomen, des bandelettes obliques sur le thorax; chez les *P. xiphias*, ils sont innombrables et répartis uniformément sur tout le corps; c'est grâce à eux que les pièces transparentes de l'extrémité de l'abdomen et les écailles antennaires prennent une teinte rougeâtre, et que les antennes sont annelées de rouge.

Les *P. rectirostris* se rapprochent à tous les points de vue des *P. squilla*; ils ont une teinte bleuâtre générale, les pattes sont bleues, jaunes aux articulations.

D'une façon générale, tous les Palémons sont des animaux excessivement actifs; ils nagent en avant avec leurs pléopodes; ils reculent en arrière par bonds successifs dûs à des flexions de l'abdomen. Après la section des yeux, ils conservent leur activité, mais prennent une coloration foncée constante (due aux chromatoblastes). Ils sont assez féroces, et il est bon de les séparer les uns des autres, surtout au moment de la mue.

Nika. — Les *Nika* sont beaucoup moins actifs que les Palémons; on ne les trouve sur le littoral de St-Vaast qu'à certaines époques, dans la vase, sous les pierres et dans les Zostères; à Tamaris, les *Nika* logent dans les racines de *Posidonia*.

Crangon. — Les *Crangon* sont fouisseurs; ils se tapissent dans le sable et parfois creusent même des galeries (formes saumâtres de l'étang de Berre d'après Marion). Leur carapace a en général l'aspect du fond sur lequel ils vivent; ils peuvent rester des heures entières immobiles.

Formes saumâtres. — Chez les *Palæmon* on trouve tous les passages entre les formes marines et les formes saumâtres. Les *Crangon* vivent dans l'étang de Berre, ils s'enfouissent et les femelles porteuses d'œufs sortent l'hiver (Marion).

J'ai rencontré des *Caridina* dans la petite rivière de Lamothe qui se jette dans le bassin d'Arcachon, un peu au-dessous de la route du Teich à Lamothe, c'est-à-dire à plus d'un kilomètre de la mer, près du bord, au milieu d'herbes abondantes; en ce point les oscillations de la mer se font très bien sentir; ayant recueilli un échantillon d'eau au moment où la mer commençait à monter, j'y ai trouvé 0gr., 994 de chlorures par litre; ces *Caridina* ont vécu très bien dans l'eau de Cazeaux (eau distribuée à Arcachon) et qui renferme 0 gr. 226 de chlorures par litre; l'eau de mer pure au contraire les a tuées. J'ai observé qu'elles venaient très fréquemment à la surface comme pour respirer l'air en nature, surtout au bout d'un séjour de quelques heures dans une eau non renouvelée.

On a signalé des *Caridina* dans la Meuse, à Dinant, et dans la Marne près de Paris.

En résumé, parmi les Eucyphotes, — certains convergent vers les *Reptantia* (Alphéidés et quelques Hippolytes) et recherchent les Algues rouges et les formations coralligènes; d'autres sont nageurs et se reposent sur des Algues variées, dont ils prennent plus ou moins l'aspect *(Virbius, Palæmon)*, — d'autres enfin, plus sédentaires, vivent, ou dans la vase *(Nika)*, ou dans le sable *(Crangon)*.

§ 5.

De l'adaptation reptantienne. Homaridés et Thalassinidés.

Les *Eucyphota*, en particulier les Alphéidés, formes les plus primitives, présentent déjà des *tendances reptantiennes*; mais les Homaridés sont par excellence adaptés à la marche.

Homards. — *Locomotion. Nettoiement de la carapace. Abris divers et enfouissement. Combats, défense, prehension des aliments. Attitude spéciale de l'abdomen.* — Les Homards (*Homarus vulgaris* M.-Edw.) se meuvent au moyen des quatre dernières paires de pattes thoraciques ; les portions des membres formées par les articles basilaires et par les articles 1 et 2 sont dirigées transversalement et en avant ; elles subissent des oscillations fréquentes d'avant en arrière et de bas en haut ; les portions constituées par les articles 3, 4 et 5 sont fléchies sur les précédentes, faisant avec elles un angle α, dont l'ouverture regarde en avant pour les trois paires de pattes antérieures, et en arrière pour la dernière paire ; les pattes extrêmes (2e et 5e paires thoraciques) sont celles pour lesquelles l'angle α est minimum et subit les variations les plus considérables ; ces pattes sont donc les plus mobiles et il est facile de constater qu'elles jouent un grand rôle, d'une part, dans le déplacement antéro-postérieur de l'animal, et, d'autre part, quand celui-ci est à l'état de repos, dans le nettoiement de la carapace (Voir chapitre des pattes nettoyeuses, p. 200).

Les Homards, comme la plupart des animaux qui marchent sur le fond de la mer, recherchent les abris que présente ce fond ; dans les régions rocheuses, ils se réfugient dans les anfractuosités des roches profondes ; à Wimereux, ils vivent dans les grandes cavités des bancs d'Hermelles ; à Arcachon, où ils ne trouvent guère que des fonds de sable, ils peuvent s'adapter à la vie fouisseuse. Lafont [C, 69] raconte qu'à Arcachon « dans les réservoirs où on les conserve, les Homards se creusent, lorsque le sol est friable, des galeries semblables à celles des lapins », et le *Guide pour l'aquarium de la Station zoologique de Naples* [C] rapporte que « les Homards ont l'habitude, phénomène que l'on peut observer à l'aquarium, de creuser des trous et des cavités dans le sable, soit pour se construire des retraites, soit pour y enterrer leur nourriture ».

Les Homards vivent en ermites, manifestant les uns à l'égard à des autres une grande méfiance ; parfois ils livrent entre eux des combats acharnés ; mais le plus souvent ils emploient leurs fortes pinces pour se défendre contre les animaux qui les menacent, ou pour attaquer ceux dont ils se nourrissent. Ainsi, quand ils sont dans leurs trous, ils saisissent avec les pinces de la deuxième paire

les petits Poissons (1), et ceux-ci sont dévorés tout vivants (au moyen des mandibules et pattes mâchoires).

Quand on examine un Homard dans un bac d'aquarium, on constate que ce Crustacé agite presque incessamment ses palpes buccaux en forme de plumes, et aussi les antennules, qui sont immédiatement au-dessous du rostre ; les Poissons de petite taille qui nagent dans le voisinage sont manifestement attirés par ces pièces colorées en mouvement ; il y a là un appât pour les proies, appât dont se servent d'ailleurs beaucoup d'autres Crustacés. Quant aux longues antennes, elles se balancent et ne semblent pas bien sensibles aux attouchements, quoiqu'on les considère comme un organe de tact.

Tandis que les appendices antérieurs se partagent diverses fonctions de l'animal, les appendices abdominaux ne servent plus guère qu'à soutenir les œufs chez la femelle ; leurs battements, très rares, ne permettent plus la natation, et l'abdomen lui-même, quoique encore développé, a l'habitude de se replier sous le thorax ; de temps à autre il y a cependant des alternatives répétées d'extension et de flexion qui déterminent le renouvellement de l'eau tout autour de l'animal.

Nephrops. — Habillement par le sable et appâts. — Les *Nephrops* (*N. norvegicus* L.) sont très voisins des Homards ; ils marchent et respirent comme eux ; on les rencontre dans des stations variées, profondeurs rocailleuses des côtes de la Norwège et de la Méditerranée (Risso), plaines sableuses d'Arcachon, par 50 brasses, vases du fond de l'Adriatique d'après Marion (2). Dans les endroits vaseux; ils nettoient leur carapace au moyen des pattes thoraciques ; à Arcachon j'ai observé [C, 98 et 99], l'*habillement par le sable* de ces Crustacés. Les pattes de la 4e paire vont et viennent, recueillent dans la concavité des pattes mâchoires une sécrétion visqueuse qui sert à agglutiner le sable, et appliquent le ciment ainsi formé à la surface de la carapace en partie pubescente. Les pinces présentent des dents d'un blanc éclatant qui font saillie au-dessus du revêtement de sable, ressemblant à de petits cailloux, et aussi des taches rouges,

(1) Coutière [A, 99] a constaté chez les Alphéidés fouisseurs un mécanisme semblable.

(2) Ils pullulent dans cette région et sont vendus en quantité considérable sur le marché de Trieste.

non recouvertes par le sable, et qui servent évidemment d'*appâts*.

Les *Nephrops* ont des mouvements plus lents que ceux des Homards, leurs appendices sont plus longs et plus sensibles aux attouchements ; les yeux sont un peu dilatés.

Ce sont là des caractères en rapport avec la vie dans les profondeurs, et qui s'accentuent chez les Homaridés abyssaux, que je n'ai pu étudier au point de vue physiologique.

Écrevisses. — Un certain nombre de Homaridés ont émigré au contraire dans les eaux douces ; les Écrevisses (*Astacus fluviatilis* Auct.) abondent dans les ruisseaux et les rivières d'une partie de l'Europe, les *Cambarus* dans les eaux douces de l'Amérique. Les mœurs de l'Ecrevisse ont été maintes fois décrites ; on sait en particulier que ces Crustacés creusent des terriers dans les rives.

Gébies et Callianasses. — *Habitat et teintes. Enfouissement. Locomotion.* — La vie fouisseuse se rencontre fréquemment chez les Homaridés : les Homards et les Écrevisses peuvent s'y adapter, les *Calocaris* sont fouisseurs, les *Nephrops* qui se couvrent de sable sont bien près de l'être.

On retrouve l'adaptation à la vie fouisseuse, mais plus complète, chez les Thalassinidés, qui sont des formes assez voisines des Homaridés ; les Gébies et les Callianasses vivent dans les galeries souterraines, et, d'après des observations personnelles, les Gébies empruntent des galeries creusées par d'autres animaux, tandis que les Callianasses les creusent elles-mêmes.

Les Thalassinidés sont ou incolores, ou à peine pigmentés ; les *Gebia deltura* Leach prennent parfois la teinte jaune-orange des Bernhards ; ces animaux peuvent sortir de leurs galeries et venir en bandes à la côte ; les *Upogebia stellata* Montagu sont beaucoup plus petites, et vivent en général dans la vase noire et compacte des rivages (Arcachon et Tamaris) ; les *Callianassa subterranea* Montagu aiment le sable pur ; à Saint-Vaast, elles vivent dans un sable coquillier à *Solen* ; à Wimereux, elles occupent des galeries creusées dans un sable beaucoup plus consistant, et dont on reconnaît les orifices à marée basse ; les téguments sont incolores et laissent voir par transparence les viscères colorés.

J'ai décrit ailleurs [C, 98 et 99] avec détails la façon dont les Callianasses creusent et maçonnent leurs galeries ; les pattes-

mâchoires, qui sécrètent la substance visqueuse agglutinant le sable, contribuent avec les pattes thoraciques à cette double opération ; celles de la 1re et de la 2e paire fouissent le sable, qui s'accumule dans une sorte d'auge formée par les pattes-mâchoires externes, et où il se convertit en ciment ; les pattes de la 3e paire sont transformées en véritables truelles ; les pattes postérieures fonctionnent comme balais.

Quand le travail est terminé, la Callianasse se trouve dans un tube dont les parois intérieures sont revêtues de ciment ; l'eau filtre à travers ces parois comme à travers une bougie Chamberland, à tel point que lorsque le sable est accidentellement vaseux le contenu de la galerie reste limpide. L'eau est d'ailleurs renouvelée fréquemment par suite des battements des pattes abdominales qui déterminent des chasses d'eau en arrière et la progression de l'animal en avant.

On conçoit que les pattes thoraciques, différenciées en vue des diverses opérations que nécessite la vie fouisseuse, n'aient qu'un rôle secondaire dans la locomotion ; les Thalassinidés, contrairement aux Homaridés, nagent plus qu'ils ne marchent ; l'abdomen et ses appendices sont extrêmement développés comme chez les *Natantia*, et non comme chez les Homaridés, type des *Reptantia*.

Les Callianasses et les Gébies, se déplacent silencieusement en ligne droite, dans un plan horizontal, comme les Alphéidés ; elles nagent par suite des mouvements des palettes abdominales, qui alternativement se rapprochent par leurs extrémités et s'écartent, les postérieures beaucoup plus vers l'arrière que les antérieures vers l'avant.

Thalassinidés et Homaridés. - Entre les Alphéidés, qui vivent principalement dans les canaux des Éponges, et les Callianasses qui circulent dans les galeries qu'elles creusent, il y a, comme l'a fait remarquer Coutière, des faits de convergence. Mais il est peut-être intéressant de signaler que, si les Alphéidés sont les formes les plus primitives des *Eucyphota*, les Thalassinidés sont à beaucoup de points de vue plus primitifs que les Homaridés, que l'on considère comme la souche originelle des Pagures, des Galathées et des Crabes.

Les Thalassinidés ont un abdomen développé qui joue un rôle considérable dans la locomotion, comme chez les *Eucyphota* et en particulier chez les Alphées (glissement) ; les Homaridés, au

contraire, ont un abdomen non fonctionnel et qui a *tendance à se replier sous le thorax*, comme chez les Brachyures.

Les Thalassinidés ont des branchies beaucoup plus simples que les *trichobranchies* des Homaridés.

Pourtant l'appareil branchial des Thalassinidés est du type de celui des Homaridés.

Tout s'explique si l'on considère, ainsi que je l'ai fait [C, 98], les Thalassinidés comme un rameau frère des Homaridés, comprenant des formes profondément modifiées par la vie dans le sable, mais ayant conservé, comme cela paraît être la règle chez les formes fouisseuses, des caractères larvaires ancestraux ; les Thalassinidés reproduisent presque les premiers stades larvaires libres des Homaridés (formule branchiale, forme des branchies à 4 rangées de filaments, faible extension du branchiostégite, faible chitinisation, abdomen, mode de locomotion, etc.).

Les Thalassinidés, en un mot, seraient des *Homaridés fouisseurs et progénétiques* ; mais de ce fait ils seraient plus primitifs, *plus macroures* et *nageurs*, que les Homaridés proprement dits, chez lesquels nous voyons déjà apparaître la *tendance brachyure*. Ils fournissent des indications précieuses sur les ancêtres des Homaridés, qui n'étaient peut-être pas, avec leurs caractères des Thalassinidés, très éloignés des Alphéidés.

L'évolution de ceux-ci a été, comme nous l'avons vu, soumise surtout à des *facteurs chimiques*, l'évolution des Thalassinidés-Homaridés au contraire est avant tout sous la dépendance des *facteurs mécaniques*.

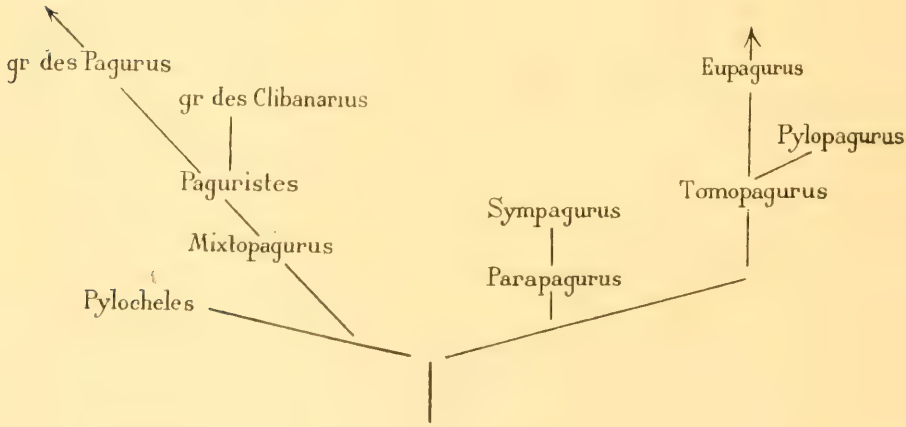
§ 6. — De l'adaptation pagurienne.

Un certain nombre de Crustacés en voie d'évoluer vers les Homaridés se sont adaptés à une vie spéciale, la *vie pagurienne*. L'origine de cette adaptation a été bien mise en lumière par Boas [F, 80] et plus récemment par M. Bouvier [F, 95]. D'après ces savants, « les Paguridés doivent être considérés comme des Homariens (Astaciens) qui, au lieu de rester sans abri au fond de la mer, se sont logés dans les cavités naturelles de certains corps qu'ils promènent avec eux, et dans lesquelles ils rentrent dès qu'un danger les menace ».

« Ces animaux choisissent le plus souvent les coquilles vides des Gastéropodes ; les *Pylocheles* se logent dans les Eponges siliceuses ou dans les fragments de rochers, les *Cancellus* dans les pierres excavées, les *Xylopagurus* dans les morceaux de bois entrainés par les flots ».

Les Paguridés normaux, ainsi adaptés, ont pour caractères saillants : 1° l'abdomen et la partie postérieure du céphalothorax décalcifiés (glandes génitales et foie ont émigré dans l'abdomen) ; 2° les deux dernières paires de pattes thoraciques, réduites, et munies sur l'avant-dernier article d'une *aire rugueuse*, comme les fausses pattes de l'avant-dernier segment de l'abdomen qui, au lieu d'être des rames natatrices, sont transformées en crochets fixateurs ; 3° l'asymétrie du corps (1), d'origine adaptative, n'existant pas encore chez les *Pylocheles*, formes les plus primitives du groupe.

L'évolution des Paguridés a été donnée par M. Bouvier [F, 95] ; j'ai pu étudier sur le vivant des représentants des branches terminales des deux troncs principaux (Mixtopaguriens et Eupaguriens) (2).



(1) L'enroulement dextre des Paguriens est dû à ce que les coquilles dextres sont les plus nombreuses dans la mer.

(2) Chez les Mixtopaguriens E.-L. Bouvier, les maxillipèdes externes sont contigus à leur base, et les pinces sont subégales ou bien la gauche est plus grande que la droite ; chez les Eupaguriens même auteur, les maxillipèdes sont très nettement séparés à la base, et la pince droite est beaucoup plus forte que la gauche.

Habitats. — Les espèces les plus communes que l'on rencontre sur les côtes de France sont les suivantes (1) :

Paguristes maculatus Risso. — Tamaris. Marseille.
Clibanarius misanthropus Risso. — Tamaris. Marseille. Arcachon.
Pagurus striatus Latreille. — Marseille.
Pagurus calidus Risso.
Diogenes pugilator Roux. — Tamaris. Marseille. Arcachon. Wimereux.
Calcinus ornatus Roux.
Anapagurus lævis Thompson.
Anapagurus Hyndmanni Thompson.
Eupagurus anachoretus Risso. — Tamaris. Marseille.
(= *E. pictus* Milne-Edwards).
Eupagurus sculptimanus Lucas. — Marseille.
Eupagurus excavatus Herbst.
Eupagurus cuanensis Thompson. — St-Vaast. Tamaris. Marseille.
Eupagurus Prideauxi Leach. — Arcachon.
Eupagurus bernhardus L. — Arcachon. St-Vaast. Wimereux.

Les Pagures sont d'autant moins nombreux, qu'on se rapproche plus des mers froides ; les *Diogenes pugilator* et les *Eupagurus bernhardus* sont les seules espèces que j'ai observées à Wimereux.

Dans la rade de Toulon, aux eaux impures, soit sur les fonds sablo-vaseux, soit parmi les racines de *Posidonia*, souvent à une profondeur de moins d'un mètre, abondent cinq petits Pagures : *Paguristes maculatus*, *Clibanarius misanthropus* et *Eupagurus anachoretus*, aux vives couleurs, *Diogenes pugilator*, *Eupagurus cuanensis*.

Dans le golfe de Marseille, ces Pagures se répartissent suivant les habitats et les profondeurs : les *Diogenes pugilator*, qui sont fouisseurs, pullulent sur les plages de sable (Prado), et dans les fonds sableux (Pharo, Catalans) ; parmi les Zostères, de 5 à 10 m., on rencontre tous les petits Pagures de la rade de Toulon, mais peu

(1) J'indique en regard des diverses espèces les localités où j'ai pu les étudier.

d'*Eupagurus anachoretus* et d'*Eupagurus cuanensis* ; les *Eupagurus anachoretus* affectionnent la bordure d'Algues calcaires des calangues aux eaux vives, où on les rencontre souvent associés aux *Alpheus dentipes* Guérin et aux *Hippolyte Cranchi* Leach ; les *Paguristes maculatus* atteignent des régions plus profondes : on les trouve dans le Broundo, ainsi que les *Pagurus striatus*, les *Eupagurus sculptimanus* (un échantillon trouvé par moi-même), les *Eupagurus Prideauxi*, encore avec les *Alpheus dentipes* Guérin et les *Hippolyte Cranchi* Leach. Les *Pagurus maculatus* et les *Eupagurus Prideauxi* peuvent descendre jusque dans les abysses ; Marion [B, 83] les a trouvés dans les graviers vaseux au sud de Riou et du Planier, à 100 et 200 mètres de profondeur, mais avec un aspect particulier : *teintes pâles, petite taille*. « Les *Pagurus maculatus*, dit Marion, abondent dans les prairies littorales de zostères et se logent dans de vieilles coquilles recouvertes par le *Suberites domuncula* ; dans ces conditions le Crustacé anomoure atteint sa taille maximum et porte toujours une livrée brillante et très vive. Au sud de Riou, dans les fonds de graviers vaseux à 100 et 200 mètres, l'espèce n'est plus représentée que par des individus décolorés, plus petits de moitié que ceux de la côte et abrités par des coquilles sur lesquelles les *Suberites* ne sont pas fixés..... L'*Eupagurus Prideauxi*, commensal ordinaire de l'*Adamsia palliata*, se propage jusque vers 200 et 250 mètres, mais ce n'est plus dans ces régions qu'un animal nain et ses belles couleurs ont complètement disparu ; l'Actinie souvent perd ses couleurs aussi. »

A Saint-Vaast, j'ai pu étudier les *Eupagurus cuanensis* et *bernhardus*. J'ai signalé [G, 98] l'habitat tout à fait spécial des *Eupagurus cuanensis*, dans les fonds à *Lithothamnium*, et leur physiologie particulière. Il semble que ce Pagure, qui loge souvent dans des coquilles épaisses, ait des affinités chimiques spéciales, tout comme un certain nombre de Pagures de la Méditerranée. Les Paguridés, comme les Alphéidés, affectionnent les mers chaudes, et ont par suite plus facilement l'occasion de *s'habituer* aux eaux marines modifiées par les Algues rouges et les organismes coralligènes. Les espèces de Pagures qui se propagent au contraire vers le nord semblent beaucoup plus indifférentes aux influences chimiques, et s'inquiètent davantage de la nature lithologique du fond ; les *Diogenes pugilator* que l'on rencontre jusque dans les mers du

nord pullulent là où le sable leur permet de s'enfouir ; les *Eupagurus bernhardus* se trouvent dans toutes les zones, mais ils semblent émigrer vers la profondeur avec l'âge : les jeunes vivent sur la plage de St-Vaast, au milieu de diverses Algues, recherchant les coquilles de *Trochus*, etc. dont ils font leur demeure ; plus tard ils descendent dans les zones où abondent les Buccins ; enfin ils gagnent les fonds à Hydraires des alentours de Tatihou ; les Bernhards recherchent toujours les coquilles qui leur conviennent le mieux, et non un milieu chimique de nature déterminée.

Pigmentation. — Chez les Pagures, on trouve toutes les couleurs de l'arc-en-ciel, quelquefois réunies sur le même individu.

Le *Clibanarius misanthropus* est le plus remarquable à cet égard ; il présente le violet, le bleu, le vert, le jaune, l'orangé, rouge, plus le noir, le brun et le blanc. Les parties qui sortent habituellement de la coquille sont d'un vert olivâtre souvent nuancé de violet ; les pattes antérieures sont tachées de bleu, et le rouge se montre sur les dactylopodites (stries longitudinales bleues et rouges) ; les pattes-mâchoires présentent un mode de coloration analogue ; les antennes et les antennules passent de même au rouge vers les extrémités. Le thorax et l'abdomen ont des teintes variant du bleu au vert et au brun.

L'*Eupagurus anachoretus*, qui a été pris par Kossmann pour un *Clibanarius (Cl. mediterraneus)* a également un coloris vif et très varié. Sur un fond jaune se détachent des lignes longitudinales brun violacé, bordées d'une zone bleuâtre plus ou moins large ; le bleu prédomine sur le thorax, le brun violacé sur les pattes ; les antennes sont annelées de rouge ; les pédoncules oculaires d'un jaune verdâtre présentent deux anneaux rouges.

Chez les *Diogenes pugilator*, principalement chez les races fouisseuses, les couleurs, très variées encore, s'atténuent ; le fond bleu verdâtre est lavé de blanc et de brun.

Chez tous ces Pagures, de petite taille, extrêmement bigarrés, ce sont les couleurs les moins réfrangibles du spectre qui prédominent : le violet, le bleu et le vert.

Chez d'autres Pagures, de plus grande taille en général et d'une teinte plus uniforme, ce sont au contraire les couleurs de la seconde partie du spectre qui l'emportent : le jaune, l'orangé, le rouge.

L'orangé est la teinte dominante chez les Bernhards ; les *Paguristes*

maculatus sont d'un rouge uniforme et présentent seulement deux taches bleuâtres sur les faces externes des pinces ; les *Pagurus striatus* sont d'un beau rouge, strié de jaune.

Il faut remarquer que les teintes bigarrées où domine le vert se rencontrent chez les Pagures très actifs de la zone littorale, et que le rouge est, en général, l'apanage des formes sédentaires des eaux profondes.

Mœurs. — Les mœurs des Pagures, vulgairement *Bernards-l'Hermite*, *Sodats*, *Piados* (Provence), *Ermitos*, ont été observés de tous les temps, — par les Grecs *(Carcinion)*, par les Latins *(Cancelli)*, — par ALDROVANDE, GESSNER, RONDELET, SWAMMERDAM, etc., et malgré cela, comme on va le voir, sont bien imparfaitement connues. Pour bien les comprendre, il aurait fallu faire un peu la physiologie de ces Crustacés ; or, on n'est renseigné de nos jours que bien imparfaitement sur la locomotion, la sensibilité visuelle et tactile de ces animaux.

Locomotion. — *Choix d'un abri. Pénétration de la coquille. Progression à l'intérieur de la coquille et rétractions brusques. Déplacements généraux. Activité.*

Choix d'un abri. — Les petits Pagures littoraux *(Clibanarius misanthropus*, *Paguristes maculatus*, jeunes *Eupagurus bernhardus)*, semblent peu s'inquiéter du choix de l'abri ; ils pénètrent dans les coquilles les plus diverses, suivant les hasards des rencontres. Pour cette opération, les yeux ne jouent qu'un rôle très secondaire ; il m'est arrivé à plusieurs reprises de priver des Pagures de leurs yeux : ces Crustacés continuaient à vivre parfaitement dans les aquariums, et ne mettaient pas plus de temps que les autres à pénétrer dans les coquilles vides. Ce sont les pattes, surtout celles des 2e et 3e paires, dont la sensibilité tactile est très grande, qui reconnaissent les coquilles et leurs ouvertures. Dès que la reconnaissance est faite, l'animal évolue de manière à donner à son corps une position telle que l'abdomen y puisse pénétrer.

Expériences faites à Tamaris sur les *Clibanarius misanthropus* et les *Paguristes maculatus*. — Quelques Pagures au corps nu sont placés parmi des coquilles variées et des fragments de coquilles. Les Pagures évoluent dans tous les sens ; quand ils rencontrent des obstacles, ils les explorent avec leurs pattes, et si celles-ci recon-

naissent une ouverture (naturelle ou artificielle), à bords circulaires et mousses, ils y font pénétrer leur abdomen ; quand l'ouverture est anguleuse, l'animal cherche ailleurs, et n'y revient que s'il n'a rien trouvé de mieux.

Expériences faites à St-Vaast sur de jeunes *Eupagurus bernhardus*. — Des Pagures nus ont à leur disposition des coquilles variées et des tubes de verre de faible calibre. Quand ils heurtent la paroi d'un de ces tubes, ils ne vont pas à la recherche d'une ouverture, comme lorsqu'il s'agit d'une coquille ; mais s'ils viennent à rencontrer l'ouverture même du tube, ils essaient d'y pénétrer et y arrivent après quelques exercices ; cela se produit surtout quand ils n'ont pas à leur disposition de coquilles.

On voit d'après ces expériences que *le choix d'un abri dépend avant tout des sensations tactiles éprouvées par les pattes ambulatoires*, et que l'animal apprécie la nature de la surface de l'abri et la forme de l'ouverture.

Pénétration dans la coquille. — L'abdomen des Pagures est extrêmement musculeux et effectue des mouvements variés (d'extension, de latéralité et de torsion), qui ont pour but la fixation de l'extrémité de l'abdomen en un point convenable de la cavité ; en même temps, on voit les rames terminales transformées en crochets s'écarter à plusieurs reprises jusqu'à ce que les aires rugueuses qui les recouvrent s'appliquent et adhèrent contre les parois de la cavité; si cela ne réussit pas en un point de celle-ci, l'abdomen, par suite de mouvements généraux du corps, s'enfonce davantage, en une région où le diamètre transversal de la coquille est moindre et où l'adhérence a plus de chance de se produire ; après plusieurs insuccès, le Pagure quitte l'abri qu'il vient d'explorer. Dans un tube de verre où l'adhérence des crochets abdominaux ne se fait pas, il éprouve incessamment le besoin de sortir ; mais si c'est le seul abri qu'on lui offre, il s'en accommode ; l'abdomen prend alors une direction rectiligne, tout en restant tordu de 180° sur son axe ; à l'extrémité, c'est la face ventrale qui regarde en haut.

Progression à l'intérieur de la coquille et rétractions brusques. — Une fois que l'animal a trouvé un abri où il peut fixer l'extrémité de son abdomen, il est bien rare qu'il le quitte (du moins dès la durée d'une observation, 10 à 15 jours en aquarium). Les déplacements

dans la coquille se font d'après un mécanisme spécial et peuvent s'expliquer par l'organisation de l'abdomen. Mes observations ont porté tout particulièrement sur les *Clibanarius misanthropus* qui, à la moindre alerte, rentrent brusquement dans leurs coquilles. L'abdomen d'un Misanthrope a tout à fait l'aspect d'une Sangsue, et il peut subir les allongements, les rétractions, les déformations que présente cet Annélide; quand on dissèque l'animal, on constate que l'abdomen est occupé en grande partie par une bande musculaire ventrale, très épaisse, élastique au plus haut point. Par la traction, ce muscle peut s'allonger du double, il prend alors l'aspect d'une bande de caoutchouc que l'on distend outre mesure ; c'est lui qui à la moindre alerte se rétracte avec une promptitude remarquable.

Quand l'animal se sent en sécurité, il essaie de faire sortir de la coquille la partie antérieure de son corps; pour cela, il avance progressivement les pattes postérieures thoraciques, qui, avec leurs aires rugueuses, peuvent adhérer à la face interne et au bord même de la coquille, mais il laisse fixe l'extrémité de l'abdomen, en sorte que celui-ci s'allonge peu à peu. A la moindre alerte les pattes thoraciques postérieures deviennent libres et l'abdomen étiré se rétracte brusquement.

Quand on excite l'animal, il s'enfonce de plus en plus dans la coquille ; l'abdomen pour cela devient libre à son extrémité et s'allonge, de manière à aller chercher un point d'appui plus en arrière.

L'abdomen, tout décalcifié qu'il est, *joue donc un rôle actif capital dans les déplacements de l'animal à l'intérieur de la coquille*; il est loin donc de se comporter comme chez les Brachyures!

La rétraction dans la coquille se fait à des degrés divers et avec une rapidité variable.

Elle est remarquable chez les *Clibanarius misanthropus*, qui pour un rien rentrent dans leurs coquilles ; celles-ci basculent alors et si elles sont nombreuses, dans un cristallisoir, elles produisent une sorte de sonnerie.

Les *Eupagurus anachoretus* se comportent comme les *Clibanarius misanthropus* ; physiologiquement ils ressemblent beaucoup à ceux-ci, et il n'est pas étonnant que Kossmann les ait décrits sous le nom de *Clibanarius mediterraneus*. Ces animaux sont très vifs; ils ont l'habitude de sortir en partie leur corps des coquilles et de

les rétracter, sous l'influence d'une impression même minime, avec une rapidité extraordinaire ; quand ils essaient de sortir, ils sont tellement impressionnés par les agents du milieu extérieur qu'il n'y arrivent qu'après une série d'extensions et de rétractions successives.

La rétraction est moindre chez les *Paguristes maculatus*; elle est peu accusée chez les *Diogenes varians*, animaux qui ont une activité très grande, mais des attitudes spéciales que je décrirai dans un instant.

Les *Pagurus striatus* et les *Eupagurus bernhardus*, Pagures qui atteignent des tailles assez élevées, ne peuvent rentrer en général qu'incomplètement dans les coquilles, mais chez eux la rétraction abdominale est très énergique.

Déplacements généraux. — Activité. — Le déplacement du Crustacé avec sa coquille entraîne certainement un état de fatigue plus prononcé que celui causé par les simples rétractions de l'abdomen ; l'activité spéciale de l'abdomen et celle des pattes locomotrices paraissent être d'ailleurs indépendantes l'une de l'autre.

Les *Clibanarius misanthropus* et les *Eupagurus anachoretus* (*Cl. mediterraneus* de Kossmann), du moins ceux qui habitent les eaux de la surface, peuvent se déplacer avec une très grande rapidité ; l'activité si intense à certains moments entraîne naturellement des périodes de repos.

Les *Paguristes maculatus*, même ceux des eaux superficielles (rade de Toulon), sont assez sédentaires ; dans les aquariums, ils grimpent souvent au sommet des rocailles et restent dans la même attitude des heures et des journées entières. Les *Pagurus striatus*, des eaux profondes, sont encore moins actifs.

Chez les *Eupagurus bernhardus*, l'activité dépend de l'âge, c'est-à-dire en définitive de l'habitat ; elle est grande pour les jeunes qui vivent dans les eaux superficielles, assez faible pour les adultes qui vivent dans les eaux profondes.

Les *Diogènes varians* courent sur les plages avec beaucoup d'agilité ; mais ils s'enfouissent fréquemment dans le sable, et peuvent alors se reposer pendant des périodes de temps assez longues. En général le corps est en grande partie (corselet et pattes antérieures) au dehors de la coquille, et il peut se dresser verticalement en prenant appui sur la main gauche plus développée que la droite et rabattue ; l'animal s'effraie peu ; il répond à l'attaque au lieu de se

cacher ; si on l'excite un peu brutalement, il recule cependant petit à petit, jusqu'à ce que les pédoncules oculaires viennent butter contre le bord de la coquille. Ce Pagure s'enfouit au moyen de ses pattes antérieures, et, une fois caché dans le sable, il étale ses *antennes plumeuses* à la surface et dresse ses yeux. Quand le repos ne peut s'effectuer dans le sable, l'animal se retire dans sa coquille et rabat la main gauche qui forme alors une sorte d'opercule.

L'enfouissement se fait par des mouvements de glissement des pattes antérieures les unes sur les autres ; or, cette sorte de mouvement se montre assez fréquemment chez les Pagures. Ainsi chez les *Paguristes maculatus* les pattes des deux premières paires thoraciques, poilues, se nettoient réciproquement : la pince droite brosse les faces internes des appendices gauches, et à son tour la pince gauche nettoie les faces internes des appendices droits ; les pattes de la 2e paire glissent également sur les faces supéro-externes des pinces. Tout ce nettoiement se fait à l'intérieur de la coquille, les pinces, subégales, ne sortant souvent que fort peu. Chez les *Eupagurus bernhardus*, la pince gauche est moins bien développée que la droite, et a un rôle considérable dans le nettoiement des appendices antérieurs : elle brosse les maxillipèdes externes, les fouets exopodiaux des pattes mâchoires, les pédoncules oculaires, les antennes (articles basilaires et fouets sur une certaine longueur), les antennules ; tous ces organes passent entre les bords internes des deux branches de la pince garnis de touffes de poils comme dans un laminoir.

Je reviendrai sur les pattes nettoyeuses dans un chapitre spécial (Ch. VIII) et je parlerai alors des pattes postérieures thoraciques.

On voit que les Pagures emploient leur activité à se déplacer et à se nettoyer. L'activité locomotrice semble être en rapport avec le degré d'oxygénation de l'eau : très grande chez les formes de faible profondeur, *Diogenes varians*, *Clibanarius misanthropus*, *Eupagurus anachoretus*, jeunes *Eupagurus bernhardus*, assez faible cependant chez les *Paguristes maculatus* des eaux superficielles, qui, comme les Bernhards, ont tendance à descendre à des niveaux inférieurs, faible chez les *Pagurus striatus* des profondeurs.

Comme je l'ai déjà indiqué l'activité de ces Crustacés semble avoir quelque rapport avec leur pigmentation ; les formes bigarrées où dominent le vert, le bleu, le violet sont très actives ; les formes

colorées uniformément en rouge le sont très peu. J'indiquerai une relation semblable chez les Crabes (Grapses bigarrés, *Carcinus* verdâtres, *Portunus* violets, d'une part, Oxyrhynques rouges, d'autre part).

Sensibilité visuelle et sensibilité tactile. — *Influence de la vie fouisseuse, de la profondeur. — Relation entre l'œil et l'abdomen.* — L'étude de la sensibilité des Pagures vis-à-vis des divers agents physiques et mécaniques peut se faire particulièrement bien en s'adressant au *Clibanarius misanthropus*. Les Misanthropes sont en effet très émotifs ; des causes minimes déterminent leur rétraction dans les coquilles ; j'ai cherché les sensations qui peuvent être le point de départ du réflexe. Un bruit ou un son intense, et souvent même l'ébranlement de l'eau, ne le déterminent pas ; certains gestes de l'observateur au contraire le provoquent, ce sont ceux surtout qui ont lieu en arrière et sur les côtés de l'animal, la main formant alors une tache éclairée et mobile que l'œil perçoit à distance ; mais le plus souvent la rétraction de l'animal dans sa coquille se produit lorsqu'une ombre est portée sur l'œil, ce qui peut arriver fréquemment dans une pièce qui est éclairée par un seul côté ; l'expérience dans ce cas est des plus facile à répéter, et elle réussit même avec des ombres que nous percevons à peine ; au contraire une augmentation de l'intensité lumineuse, si intense et si brusque soit-elle, n'a aucun effet sur l'animal.

Les pattes thoraciques antérieures, les doigts et les pinces surtout, qui ont acquis une sensibilité tactile très grande (Voir plus haut, recherche des coquilles), sont naturellement aussi le point de départ des impressions de terreur, comme on peut le constater en les touchant avec une aiguille, ou en leur faisant subir un choc.

Le front, les flancs du branchiostégite, la zone cardiaque de la carapace sont également très sensibles à ces sortes d'excitations.

Les antennes, au contraire, que l'on a l'habitude de considérer comme les organes du tact, sont d'une insensibilité presque absolue ; on peut les toucher, les pincer, sans que l'animal manifeste quoi que ce soit ; il faut que les fouets, agissant comme des leviers, ébranlent les articles basilaires pour qu'une réaction se produise. Les antennules, sauf les poils qui garnissent les filets terminaux, sont peu sensibles.

Après section les yeux et repos prolongé (plusieurs jours), la

sensibilité aux attouchements seule subsiste et reste intacte ; les variations de l'éclairement n'ont plus aucun effet ; les mouvements de l'animal deviennent moins énergiques ; la rétraction de la coquille se fait avec moins de rapidité et d'intensité, et quand on vient à porter un attouchement sur une des surfaces tactiles, on voit l'abdomen se raccourcir assez lentement, et les crochets abdominaux s'écarter faiblement. Ceci nous montre qu'il y a des corrélations intéressantes entre l'œil et l'abdomen d'un Pagure.

Les *Paguristes maculatus* sont également très sensibles aux ombres portées ; seulement chez eux les rétractions de l'abdomen sont moins accentuées.

Chez les *Pagurus striatus*, qui eux vivent dans les profondeurs, souvent au-dessous de la limite de la pénétration de la lumière, on rencontre encore une sensibilité visuelle du même ordre.

Expérience faite à Endoume, le soir, sur des *Pagurus striatus*. — Un de ces Pagures est disposé sous une assez faible épaisseur d'eau (1) à environ un mètre d'un bec de gaz ordinaire donnant un éclairement assez intense. On interpose un écran opaque qu'on maintient pendant 2 minutes. Au premier instant l'animal rentre dans sa coquille ; au bout de 36 secondes il est sorti en partie et montre le corselet ; une minute après, le thorax est à découvert ; au moment où on enlève l'écran, l'animal ne paraît pas impressionné.

Autre expérience. — Le même Pagure rétracté dans la coquille reste soumis constamment à l'éclairement du bec de gaz : dans ces conditions il sort de la coquille beaucoup plus rapidement qu'à l'obscurité (8 secondes).

Les *Diogènes pugilator* ont une sensibilité visuelle beaucoup moindre, ce qui n'est pas étonnant chez un animal qui se dépigmente (2), mais en même temps la sensibilité tactile est accrue, du moins celle des pattes fouisseuses garnies de poils (les antennes quoique plumeuses sont toujours peu sensibles aux attouchements), et s'accentue à mesure que les mœurs fouisseuses sont plus habituelles (à Arcachon en particulier).

(1) L'animal qui est à l'air se comporte différemment ; dans ce cas, il faut tenir compte de l'action directe de la chaleur.

(2) Ce Pagure est fouisseur et de ce fait perd son pigment et les yeux qui émergent toujours au-dessus du sable doivent participer à cette dépigmentation.

Un *Eupagurus sculptimanus* que j'ai trouvé dans le Broundo de Marseille s'est comporté au point de vue de la sensibilité visuelle et tactile exactement comme un *Diogenes pugilator*; les rétractions de l'abdomen étaient aussi peu accusées que chez ce dernier; il semble donc qu'ici encore les *mouvements de l'abdomen* soient *en rapport direct avec la sensibilité visuelle.*

Tout le Pagure est en effet dans son abdomen et dans ses yeux; et l'on conçoit l'importance des caractères tirés de ces derniers organes pour la spécification.

Sociabilité. — *Vie en société*; *combats*; *appâts*; *associations avec d'autres animaux.* — Les Pagures sont des *visuels* et des *émotifs*; et, comme chez les animaux où les organes des sens sont développés, leurs facultés psychiques et sociales sont intéressantes à étudier.

Les Pagures sont très sociables; on les trouve souvent réunis en nombre considérable; dans les aquariums, ils se livrent des combats, mais ceux-ci sont rarement mortels, et on peut les comparer plutôt à des jeux; j'ai vu même deux Pagures d'espèce différente *(Clibanarius misanthropus* et *Paguristes maculatus)* occuper la même coquille, l'un au fond, l'autre à l'entrée.

Les Pagures utilisent leur livrée brillante pour attirer les proies.

Le *Clibanarius misanthropus* est admirablement doué à ce point de vue; quand il sort de sa coquille, on voit d'abord les extrémités des antennules, qui forment deux taches rouges en continuel mouvement; puis on entrevoit, entre les pinces, les maxillipèdes aux articulations colorées en bleu, c'est-à-dire six points d'un bleu d'azur s'agitant de chaque côté; les faces internes des pinces présentent elle-mêmes deux taches de la même couleur qui ressortent nettement sur le fond vert olive.

Deux taches analogues d'un bleu violacé se retrouvent chez les *Paguristes maculatus.*

Ces deux Pagures ont des yeux longuement pédonculés, comme d'ailleurs l'*Eupagurus anachoretus* ou *Clibanarius mediterraneus* de Kossmann.

Les Pagures sont connus depuis longtemps pour les associations à bénéfices réciproques qu'ils contractent avec d'autres animaux.

Les *Eupagurus Prideauxi* sont presque toujours recouverts d'Actinies (excepté dans les abysses); de même beaucoup

d'*Eupagurus bernhardus* ont des coquilles couvertes d'Hydraires *(Hydractinia echinata, Tubularia indivisa)*; ces Pagures aiment vivre en compagnie des Actinies, et, quand ils s'emparent d'une proie, ils commencent par l'anesthésier au moyen de la sécrétion des nématocystes de ces Polypes. Les *Paguristes maculatus* sont fréquemment recouverts de *Suberites* rouges et les *Pagurus striatus* d'Actinies. En général ces associations se présentent d'autant plus fréquemment que le Crustacé est plus lent.

En résumé les Pagures sont caractérisés par leur *abdomen extrêmement développé et fonctionnel*; plus macroures que brachyures, ils dérivent de la souche des Homaridés, et s'en détachent avant d'avoir acquis les caractères de ceux-ci. Ils sont remarquables surtout par le *développement de la sensibilité*, qui explique les mœurs curieuses de ces animaux.

Ils n'ont *pas d'affinités chimiques bien marquées*; les formes actives sont celles qui vivent dans les eaux oxygénées superficielles; beaucoup émigrent dans la profondeur, et finissent par perdre leurs couleurs, en même temps que leur sensibilité visuelle baisse; *ce parallélisme entre la perte de la pigmentation et la diminution de l'acuité visuelle* se retrouve également chez les *Diogenes* fouisseurs, ce qui n'est pas étonnant puisque l'œil n'est en somme qu'une tache de pigment.

Les Pagures sont *très craintifs*, et leur abdomen est ainsi fait qu'ils peuvent rentrer brusquement à l'intérieur de leurs coquilles.

Si les Crevettes sont avant tout soumises aux *influences chimiques*, et les Homaridés aux *influences mécaniques*, chez les Pagures il faut tenir grand compte des *influences nerveuses*.

§ 7.

Galathées et Porcellanes. — Langoustes et Scyllares.

De la souche homarienne se sont également détachées les Galathées et les Langoustes, qui se rapprochent beaucoup du type Homard. Les Galathées ont les attitudes des Homards; les Langoustes ont beaucoup de caractères identiques.

Je n'ai pu faire des Galathées qu'une étude physiologique tout à fait insuffisante; j'ai bien observé sur les *Galathea squamifera* Leach

(rochers littoraux), *intermedia* LILLJEBORG (fonds à Hydraires), *strigosa* FABRICIUS (prairies de la Méditerranée), et le *Munida bamffia* PENNANT (fonds sableux d'Arcachon), mais ces animaux sont en général fragiles et supportent mal le transport et la captivité. Quant aux formes abyssales si intéressantes il m'était matériellement impossible de me les procurer.

Les conditions de vie des Langoustes sont assez connues pour que je n'insiste pas.

De même que les Paguridés ont donné naissance à des formes brachyures, de même aux Galathées se rattachent les Porcellanes et aux Langoustes les Scyllares.

Les Porcellanes vivent dans la zone littorale, et se cachent comme les *Galathea squamifera* LEACH sous les pierres ; on trouve abondamment sur nos rivages les *Porcellana platycheles* PENNANT et *longicornis* PENNANT, celles-ci à test lisse, brillant, souvent coloré, celles-là couvertes de poils abondants. Les *P. platycheles* PENNANT paraissent excessivement sédentaires ; elles se déplacent lentement quand on soulève les rochers ; elles sont très sensibles à l'action directe des rayons solaires, qui produisent au bout de quelques minutes une sorte d'engourdissement de l'animal : seules les pattes thoraciques postérieures (nettoyeuses) continuent à réagir. Ces animaux semblent pouvoir supporter dans une immobilité complète et à l'obscurité l'influence de la sécheresse : au bout de huit jours de dessication, elles peuvent pincer violemment quand on essaie de les prendre. Les *P. longicornis* PENNANT sont beaucoup plus actives, et elles descendent jusque dans les fonds de la zone sublittorale.

Les Scyllares vivent avec les Langoustes dans la Méditerranée ; on rencontre communément les *Scyllarus arctus* L. ou Cigales de mer sur le littoral provençal, — dans les Zostères de 10 à 20^{m}, dans les prairies littorales, 5 à 10 ^{m}, et même dans les calangues ; souvent le soir, à la lueur des falots, on les voit venir en bandes à la surface de l'eau. Les Scyllares peuvent rester des heures entières immobiles ; par un certain nombre des caractères, ils sont voisins des Brachyures, mais les formes voisines exotiques le sont beaucoup plus qu'eux.

En résumé, les Galathées et les Porcellanes recherchent un abri sous les rochers, fuient la lumière, gagnent les abysses, sont plutôt sédentaires, — les Langoustes et les Scyllares recherchent les rochers et les Zostères, et les Scyllares, assez actifs, à l'obscurité du

moins, semblent parfois venir respirer l'air en nature à la surface des calangues.

Les Porcellanes et les Scyllares sont presque aussi brachyures que les Crabes primitifs.

§ 8. — Les Crabes primitifs. — Caractères ancestraux des Dromiacées. Affinités chimiques des Oxystomes. Enfouissement des Corystidés.

On fait dériver les Crabes des Homaridés, et on leur attribue en général une origine monophylétique ; les Dromiacées sont les formes actuelles qui se rapprochent le plus de la souche originelle.

Boas en 1880 [F, 80] a classé ainsi les Brachyures :

1° Les Dromiaceæ ou Brachyures primitifs ;

2° Les Brachyura genuina (Oxystomes, Cyclométopes, Catométopes ; Oxyrhynques).

C'est cette classification qui a été adoptée par M. Edmond Perrier dans son *Traité de zoologie* [F].

Ortmann a récemment [E, 94] adopté un autre groupement :

1° Les Dromidés ;

2° Les Oxystomes ;

3° Les Brachyures proprement dits, qui admettent, d'après cet auteur, pour souche commune, les Corystidés.

J'aurai l'occasion, dans la deuxième partie de mon travail, de discuter ces classifications et l'arbre généalogique des Crabes. Pour le moment je me contenterai de quelques aperçus éthologiques.

Dromiacées. — Les Dromiacées, comme l'a montré très nettement M. Bouvier [F, 97] sont des Brachyures qui se rattachent directement aux Homariens. Les orifices sexuels femelles en particulier sont situés sur les hanches des pattes de la 3e paire, comme chez les Macroures et les Anomoures, les pattes postérieures thoraciques sont réduites et modifiées, ce qui donne à ces Crabes une allure d'Anomoure. Dans les divers groupes de Dromiacées, les formes primitives ont conservé la carapace étroite et les pattes allongées des Macroures.

L'étude des formes abyssales aurait été fort intéressante à faire au point de vue physiologique ; malheureusement je n'ai pu étudier qu'un représentant de la famille, la Dormeuse, *Dromia vulgaris* M.-Edw., assez commune dans la Manche et très commune dans la Méditerranée, où elle vit en général au pourtour des prairies de Zostères (Zostères, 10 à 20 mètres ; Broundo). Ce Crabe a, comme son nom l'indique, des mouvements extrêmement lents, mais en revanche une vigueur musculaire très considérable ; il est fort habile et a l'habitude bien connue d'appliquer sur sa carapace des corps étrangers au moyen de ses pattes postérieures réduites ; ce sont tantôt des fragments de Laminaires taillés par l'animal lui-même (St-Vaast), tantôt des Eponges, des Ascidies (Marseille), etc.

Oxystomes. — Les Dorippidés, parmi les Oxystomes, semblent avoir beaucoup de ressemblance avec les Dromiacés. Les *Dorippe lanata* Bosc ont des mouvements assez lents, un revêtement laineux sur le corps, et des pattes postérieures courtes, qui leur permettent d'appliquer sur leur carapace une foule de corps étrangers : coquilles, Ascidies, Crustacés, Étoiles de mer, têtes de Poisson, débris de verre, de bois, etc. Les Dorippidés admettent d'ailleurs des variations considérables, et chez eux le type oxystome n'est pas fixé, comme chez les Leucosidés *(Ilia, Ebalia)* et chez les Calappidés ; en particulier les orifices respiratoires afférents y sont très variables.

Il m'a semblé qu'en général les Oxystomes vivent dans des conditions éthologiques spéciales ; comme chez toutes les formes de mers chaudes les affinités chimiques sont à étudier de près.

Dans la Manche, le groupe n'est représenté que par des *Ebalia*, petits Crabes polymorphes et fortement alcifiés ; or, ceux-ci ne se rencontrent qu'en certains points : sur des hauts fonds, à 20 mètres environ, couverts d'Algues rouges calcaires (*Lithothamnium* ou Croix rouges, etc.). J'ai indiqué à diverses reprises [G, 98] la façon toute spéciale dont se comportent les animaux qui habitent ces fonds.

Dans le golfe de Marseille, les Oxystomes, quoique assez rares, sont plus variés. On ne les trouve *normalement* qu'à une certaine profondeur, et presque toujours dans le Broundo coralligène ; les *Calappa granulata* L. s'aventurent parfois dans les Zostères,

ainsi que quelques rares *Ilia*. Les espèces du Broundo sont :

Dorippe lanata Bosc,
Ethusa mascarone Herbst,
Calappa granulata L.,
Ilia nucleus Herbst,
Ebalia Costæ Heller, *E. Cranchi* Leach, *E. Pennanti* Leach.

Certaines espèces *(Dorippe lanata, Ethusa mascarone)* vivent également dans les fonds vaseux. Des *Ethusa mascarone*, rares et de petite taille, et des *Ebalia Cranchi*, peu modifiées, se rencontrent dans les graviers vaseux de Riou et du Planier (100 à 200 mètres). Des *Ethusa granulata* et des *Ebalia nux* descendent jusque dans les abysses.

Dans les eaux impures, à l'entrée du vieux port de Marseille, au pied du port St-Jean, Marion [B, 83] a signalé une colonie d'espèces des profondeurs, en particulier :

Ethusa mascarone,
Ilia nucleus,
Ebalia Cranchi.

Le musée du laboratoire de Tamaris renferme des *Ilia nucleus* qui ont été recueillis avec des *Gonoplax* dans les chenaux aux eaux impures de la rade de Toulon.

J'attribue l'existence de toutes ces espèces de profondeur dans les eaux superficielles à la présence d'ammoniaque dans ces eaux ; les eaux impures des ports et des rades sont chargées d'ammoniaque comme les eaux où vivent les Algues rouges qui sécrètent cet alcali. Ce qui tend à le prouver c'est que depuis que les égouts de Marseille ne se déversent plus dans le port, la petite colonie signalée par Marion a disparu.

Corystidés. — Dans le voisinage des Oxystomes, on pourrait placer les Corystidés qui, comme les Dorippidés, ont des caractères variables, mais qui sont modifiés profondément par la vie fouisseuse. Ces Crustacés sont soumis surtout à des influences mécaniques et physiques.

J'ai essayé de le montrer dans une étude biologique sur les *Atelecyclus* que j'ai publiée dans le *Bulletin de la Société scienti-*

fique d'Arcachon [C, 99]. Je rappelle ici seulement les principales conclusions de ce travail.

1° *Les modifications de la pigmentation et de la chitinisation qu'entraîne la vie fouisseuse sont en rapport direct les unes avec les autres.* Chez les *Atelecyclus heterodon* Leach des fonds sableux d'Arcachon, la décoloration porte sur beaucoup de points de la carapace : tandis que la face dorsale est d'une couleur jaune-orange, le sternum et l'abdomen sont blanchâtres, et les pattes présentent une coloration bigarrée, jaune et blanche ; les parties décolorées sont beaucoup plus faiblement chitinisées que les autres, le rebord ptérygostomien est translucide. Chez les *Corystes*, décolorés complètement, la chitinisation est plus faible encore, et les extrémités des branchies qui s'enroulent ne développent que des rudiments de lamelles branchiales.

2° Les frottements de la carapace contre le sable, résultant du mode de vie spécial des Corystidés, entraînent le *développement de poils* ; et ces poils acquièrent une sensibilité tactile très grande qui supplée la sensibilité visuelle plutôt faible.

3° L'enfouissement des *Corystes* a été étudié par Gosse en 1865, puis par Garstang [D,a, 96] ; il est dû aux mouvements des pattes thoraciques postérieures ; les *Atelecyclus* se comportent de même. Une fois enfouis, ils restent des heures dans une *immobilité absolue*: les divers appendices, en particulier les pattes-mâchoires, n'effectuent aucun mouvement. Et c'est là une des caractéristiques des Corystidés de présenter des *périodes de repos très prolongées* et des *périodes d'activité très courtes.*

Ceci se passe du moins à la lumière ; or, celle-ci a, comme je l'ai constaté dans beaucoup d'occasions (1), en particulier chez les Crustacés fouisseurs et obscuricoles (Voir les Porcellanes, p. 43), une influence inhibitrice marquée.

Les modifications qu'entraîne la vie fouisseuse rappellent celles que l'on observe chez les animaux cavernicoles connues depuis longtemps, ce qui semble indiquer que les uns et les autres sont dûs en grande partie à l'influence d'un faible éclairement.

Ces modifications portent sur les diverses phases du dévelop-

(1) Chez les Pagures, les phénomènes sont assez complexes, car les muscles des pattes ambulatoires et le muscle abdominal ventral semblent se comporter différemment.

pement et entraînent chez l'adulte la persistance de caractères larvaires.

J'aurai l'occasion dans la seconde partie de ce travail de revenir sur ces diverses considérations.

§ 9. — Les Cancéridés. — Ils dérivent de formes fouisseuses corystidiennes. Cas d'albinisme et leur explication.

Ortmann [E, 94] voit dans les Corystidés les ancêtres des Cyclométopes, des Catométopes, et des Oxyrhynques; la descendance n'est bien nette que dans le cas des Cancéridés qui dérivent directement des *Atelecyclus*. Les études morphologiques et embryologiques ont conduit déjà quelques auteurs à cette conclusion.

Sur les côtes d'Amérique vivent des *Cancer* (*C. dentatus* Bell., etc.) qui ont encore l'aspect des *Atelecyclus* et qui sont évidemment fouisseurs (boue ou sable dans la chambre branchiale). Notre *Cancer pagurus* L. se tapit dans le sable, mais n'est plus fouisseur à proprement parler; cependant il présente un phénomène qui est souvent corrélatif de la vie fouisseuse, à savoir une dépigmentation parfois assez prononcée; l'albinisme n'est pas rare chez les jeunes *Cancer* que l'on recueille sous les pierres, en compagnie d'une foule d'animaux qui, eux, ne sont pas décolorés. Il semble donc que les pigments soient plus fragiles chez les *Cancer* que chez les autres Crabes; en ceci ils se rapprochent des Homaridés, qui eux aussi sont parents d'animaux fouisseurs. Je pense qu'il faut voir dans les cas d'albinisme signalés chez les Crustacés Décapodes des *cas ataviques*, un rappel d'états ancestraux fouisseurs.

Les *Cancer pagurus* sont assez sédentaires; ils peuvent rester de longues heures immobiles comme les *Atelecyclus*.

§ 10. — Les Crabes nageurs (Portunidés).

Les Portunidés sont d'après Ortmann des Corystidés *fouisseurs* qui se sont *adaptés à la natation*; Latreille en avait fait sa division des *Brachyures nageurs*; les pattes postérieures ont une conformation particulière, et c'est là le caractère saillant du groupe.

Formes fouisseuses.— *Portumnus variegatus* LEACH. — Une des formes les plus primitives peut s'observer aisément sur les bancs de sable littoraux de nos côtes, dans le nord (Wimereux) et dans le midi (Arcachon), c'est le *Portumnus variegatus* LEACH (= *Platyonichus latipes* PENNANT). J'ai pu observer en octobre 1898 ce joli petit Crabe au cap Ferret, où il s'enfouit plus ou moins dans le sable ; sa carapace, jaune toute mouchetée de blanc, se dissimule parfaitement sur le fond. Quand ces Crustacés se promènent dans les flaques d'eau laissées derrière elle par la mer qui descend, il est assez difficile de les voir, mais ils laissent des traces de leur passage sous forme de traînées caractéristiques ; on peut ainsi les capturer, même quand ils sont enfouis ; quand ils ne le sont pas et qu'on les menace, ils s'enfoncent dans le sable avec la plus grande dextérité. Ces Crabes, très actifs par moment, aiment respirer l'air en nature, et on les voit fréquemment s'élever en nageant jusqu'à la surface de l'eau. Ils peuvent être alors entraînés par les courants, et gagner ainsi un autre point de la côte, mais cela est rare, car quand l'eau est agitée ils restent tapis dans le sable.

Ces Portumnes sont avant tout *fouisseurs* ; ils sont aussi marcheurs et nageurs, mais bien peu semble-t-il : il résulte de quelques observations qu'a bien voulu faire pour moi M. JOLYET à Arcachon que les migrations saisonnières sont peu importantes, car on trouve les Portumnes en hiver au cap Ferret, peu abondants il est vrai, comme à l'automne, après les grandes tempêtes.

Platyonichus ocellatus LATR.— Le *Platyonichus ocellatus* LATR. est une forme extrêmement voisine, mais de grande taille. On ne possède pas de renseignements sur son mode de vie ; j'ai pu examiner au Muséum un échantillon conservé dans l'alcool provenant du Vineyard Sound. C'est évidemment aussi une bête fouisseuse, mais elle doit l'être bien peu, car l'enfouissement est incompatible en général avec un grande taille ; de plus le *Platyonichus ocellatus* LATR. semble bien fait pour nager, et rappelle par son organisation les Neptunes (Lupées) qui, eux, sont essentiellement pélagiques.

Formes pélagiques. —*Neptunus*, *Callinectes*.— On a signalé maintes fois les habitudes pélagiques de ces Crabes. Le *Neptunus pelagicus* L., bleu ou rouge à taches jaunes, est abondant dans toutes

les mers ; dans l'Océan Indien nage le *Neptunus sanguinolentus* Herbst, avec ses trois taches rouges sur la carapace ; l'Hirondelle [Milne-Edwards et Bouvier, B, 94] a recueilli de nombreux exemplaires du *Neptunus Sayi* Gibbes à la surface de l'Océan, dans la mer des Sargasses ; le plus souvent « le Crabe est attaché aux touffes de Sargasses flottantes, dont il présente le mode de coloration, la carapace et les pattes étant d'un brun sépia lavé, avec des taches irrégulières d'un blanc jaunâtre ; les yeux sont d'un vert clair ; les œufs forment un paquet couleur jaune citron ».

Formes à genre de vie variable. — *Polybius Henslowi* Leach.— Les Polybies, Crabes à carapace bleuâtre, circulaire (verres de montre), si différents des Neptunes, semblent les égaler au point de vue de la puissance natatoire : toutes les pattes sont transformées en rames ; on rencontre ces Crustacés parfois en pleine mer, à une grande distance des côtes ; ils nagent à la surface, mais ils s'enfoncent aussi à une assez grande profondeur, comme l'ont montré les dragages de l'Hirondelle [B, 94]. Je les ai observés en 1898 à Arcachon [B, 99] où ils n'ont pas du tout l'allure d'animaux franchement pélagiques. Au large, au mois de septembre, à 3.000 mètres de la côte et à 20 mètres environ de profondeur, ils pullulent sur des fonds vaseux d'où les dragues des bateaux de pêche les ramènent en extrême abondance avec les autres hôtes des mêmes fonds : Soles, Tourteaux, *Maia*. Au commencement de l'hiver, en novembre en particulier, il en est qui remontent par les passes dans le bassin d'Arcachon jusqu'au Moulleau, et même jusqu'au banc de Bernett.

Les Polybies ne sont donc *pélagiques qu'à certaines époques* ; à d'autres, elles se rapprochent des côtes, pour se traîner sur les fonds, ou devenir même tout à fait littorales.

Les Portunes. — Les Portunes sont migrateurs comme les Polybies, mais ne sont plus du tout pélagiques, dans le sens propre du mot. D'ailleurs on est bien mal renseigné sur leur mode de vie. A Arcachon, dont le bassin se prête merveilleusement à l'étude des migrations saisonnières, j'ai pu observer en 1898 [B, 98] quelques faits intéressant ces Crustacés.

Les *Portunus puber* L. (Étrilles) apparaissent en abondance dans les mois d'été ; d'août à octobre, ils nagent à travers les Zostères, et

sur les bancs de sable où l'on pêche la Torpille, c'est-à-dire dans des eaux très chaudes ; ils disparaissent en novembre. A la fin d'octobre, j'ai constaté au contraire l'apparition sur la plage du *Portunus marmoreus* LEACH, espèce que l'on trouve d'habitude à plus de profondeur, et vers le large. A Saint-Vaast, lors des grandes marées d'automne, à la pointe de la Hougue, on trouve à demi enfouis dans la vase sous les pierres des *Portunus arcuatus* LEACH ; et c'est dans les mêmes conditions qu'on rencontre ces Crabes parmi les rochers de l'Aiguillon à Arcachon. Les jeunes *Portunus marmoreus* s'enfouissent d'ailleurs dans le sable avec la plus grande facilité, et un petit Portune, le *Portunus pusillus* LEACH, au front avançant, semble jouir de la même propriété dans les vases calcaires des fonds à *Lithothamnium* ; on en ramène en abondance lorsque l'on drague aux environs du Petit Nord à Saint- Vaast ; ils sont associés aux *Ebalia* et aux *Eurynome*, Crabes qui, comme je l'ai montré, sont dans des conditions respiratoires spéciales.

Les recherches de MARION [B, 83] à Marseille permettent de se rendre compte de la distribution bathymétrique des Portunes. Les *Portunus arcuatus* LEACH et les *Portunus (Liocarcinus) holsatus* FABR. se rencontrent fréquemment dans la zone littorale, mais, tandis que les premiers peuvent vivre dans les endroits vaseux (1), les seconds recherchent surtout les fonds sableux (plage du Prado) ; les uns et les autres vivent dans les prairies littorales ; les *Portunus arcuatus* LEACH descendent jusqu'à 20-25 mètres ; à ces profondeurs, on les rencontre dans les sables vaseux et dans les îlots boueux. Ce dernier habitat semble être celui des *Portunus corrugatus* PENNANT, qui pullulent dans les prairies profondes de Zostères, toutes parsemées d'îlots boueux. Les *Portunus depurator* L., que l'on peut rencontrer dans la zone littorale (plage du Prado), vivent dans les prairies profondes et dans les graviers coralligènes, et gagnent les profondeurs vaseuses (65-90 mètres). Les *Portunus pusillus* LEACH affectionnent les mêmes habitats, et ils figurent avec les *Portunus tuberculatus* ROUX parmi les espèces des profondeurs ramenées par le Caudan [B, 96].

Chez les Portunes, on trouve donc une tendance marquée à émigrer dans les profondeurs ; beaucoup recherchent les fonds où

(1) Les *P. arcuatus* figurent parmi les quelques espèces de Crustacés qui résistent dans les eaux marines où se déversent des égouts.

ils peuvent s'enfouir (momentanément du moins) ; ce sont, comme on peut le constater aisément, de faibles nageurs.

Les Carcins. — Les Portunes, comme les Polybies, semblent d'ailleurs présenter suivant les saisons des *changements notables d'habitat et d'activité*, encore mal connus : les Polybies, à l'approche de l'hiver, abandonnent la vie pélagique, et recherchent les habitats de leurs ancêtres ; les Portunes laineux (Etrilles) viennent nager dans les eaux littorales à l'approche de l'été ; les Portunes arqués, à l'automne, sont tapis dans la vase ; les *Portunus corrugatus* LEACH abondent dans les prairies profondes l'automne et l'hiver. Il est impossible de se refuser à rapprocher de ces faits ceux présentés par les Crabes enragés (*Carcinus mœnas* PENNANT) de nos côtes. Toute l'étude de ces Crustacés montre qu'on doit les considérer comme des Portunidés, mais fort peu nageurs (les pattes postérieures n'ont point la conformation de rames). Leurs migrations ne paraissent pas très étendues, car, dans les différents points d'une côte, telle que celle du Cotentin, on trouve en chaque localité une race déterminée ; les Crabes des rochers de Gatteville (pointe de Barfleur) battus par la grande mer ne ressemblent pas à ceux du Rhun, détroit qui sépare Tatihou de St-Vaast, et ceux-ci diffèrent à leur tour considérablement des Crabes qui vivent dans les vases voisines du Cul de Loup ; M. GIARD a signalé des différences dans le mécanisme de la pigmentation chez les Crabes des côtes et chez ceux des estuaires saumâtres.

Les *Carcinus* marchent le plus souvent sur les fonds littoraux et ils s'enfouissent facilement là où ils rencontrent du sable, du gravier ou de la vase ; ils ne laissent apparaître qu'une partie du front, triangulaire ou ellipsoïdale, qui se détache en blanc ou en noir sur le reste de la carapace, simulant un caillou blanc ou noir sur le sable ; il y a là un fait de mimétisme protecteur des plus remarquables. L'enfouissement est un *acte de défense* souvent effectué avec une grande facilité (surtout par les jeunes) ; dans certains milieux il est *la règle* ; toutefois le Crabe ne peut rester indéfiniment enfoui ; le soir en particulier il se dresse au-dessus de la vase par suite d'une disposition spéciale des pattes. A Arcachon, où les fonds sableux favorisent la vie fouisseuse, on observe un *enfouissement estival* ; dans la dune du phare, plaine vaso-sableuse recouverte par l'eau des grandes marées, ils creusent pendant les

mois les plus chauds des terriers, d'où ils ne sortent que la nuit; mais dès septembre, ils commencent à les quitter, et plus tard ils vont gagner en bandes les fonds des chenaux ou les bordures des Zostères; et c'est là qu'a lieu l'*enfouissement hibernal*, bien connu.

Marcheurs, *nageurs* même, les *Carcinus* reviennent à la *vie fouisseuse*, soit par accident (acte de défense), soit pour s'adapter à un habitat particulier (fonds vaseux), soit sous l'influence des saisons. Et en cela ils ont bien l'allure des Portunes.

En résumé, les *Portumnus* sont presque exclusivement fouisseurs; par les *Platyonichus* on passe à des formes exclusivement pélagiques (Neptunes). Au contraire, les Polybies, pélagiques, et les Portunes, nageurs, n'ont abandonné le littoral que pour y revenir; suivant les saisons et les localités, ils ont des modes de vie assez différents; chez les Carcins, les migrations des Polybies et des Portunes se font en petit.

§ 11. — Les Crabes littoraux, terrestres et d'eau douce.

Les Crabes qui vivent dans les eaux littorales sont en général très actifs; beaucoup respirent l'air en nature et nous conduisent aux *formes purement terrestres*; un certain nombre supportent parfaitement la désalure des eaux, et font le passage aux *formes d'eau douce*.

Portunidés littoraux. — Certains Portunes, comme les *Portumnus arcuatus* Leach, peuvent être littoraux, mais ne respirent pas l'air en nature. Les *Carcinus mœnas* Pennant, eux, respirent l'air en nature, grâce à un mécanisme que j'ai indiqué et qui sera décrit ici même; ils peuvent vivre dans l'air humide, et aussi dans les eaux saumâtres; placés dans l'eau douce, ils meurent en moins de 24 heures (la salure du sang étant toujours celle du milieu extérieur).

Les *Pirimela denticulata* Montagu, voisins des *Carcinus mœnas* Pennant, se rencontrent accrochés à des touffes d'Algues, à basse mer lors des grandes marées (Barfleur, Wimereux).

Xanthidés littoraux. — Les Xanthes proprement dits sont des formes littorales; dans la rade de Toulon on trouve en abondance

les *Xantho rivulosus* Risso et *floridus* Montagu ; les premiers, à carapace verdâtre, vivent sous les pierres presque à fleur d'eau ; les uns et les autres se rencontrent dans les racines de *Posidonia*, de 50 centimètres à 1 mètre de profondeur.

Les *Xanthodes* sont au contraire des formes de profondeur ; on peut leur rattacher le *Xantho tuberculatus* Couch.

Les *Pilumnus* qui offrent de grandes ressemblances avec les précédents (ornementation en particulier) vivent depuis le littoral jusque dans les profondeurs. A St-Vaast, les *Pilumnus hirtellus* L. se trouvent dans la vase sous les pierres, en particulier sous celles de la zone à Algues rouges non incrustantes (Cavat, la Hougue) ; dans ces conditions, ils ont une certaine activité et se déplacent assez aisément. A Wimereux, l'habitat de ces Crabes est tout à fait différent : cavités des roches d'Hermelles ; les animaux qui vivent ainsi sont tout à fait sédentaires et peuvent rester des heures entières immobiles. Dans le golfe de Marseille, on rencontre dans les eaux littorales des *Pilumnus villosus* Risso et des *Pilumnus spinifer* M.-Edw. ; ceux-ci vivent aussi dans le Broundo, où ils sont assez sédentaires (ils restent blottis des heures dans les excavations des concrétions calcaires) et dans les fonds vaseux environnants.

Les Eriphies (*Eriphia spinifrons* Herbst) sont au contraire des Crabes exclusivement littoraux ; elles vivent dans les fissures des roches à moitié émergées, peuvent rester plusieurs jours à l'air et supporter même une température assez élevée, ce qui s'explique si l'on songe à la surchauffe considérable des rochers de la côte de Provence sous l'action du soleil du midi.

Grapsidés. — Mais le type des animaux littoraux est incontestablement le *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., Crabe qui abonde sur les côtes de l'Océan et de la Méditerranée, et dont les mœurs curieuses ont depuis longtemps déjà attiré l'attention des naturalistes.

Voici ce qu'en dit Risso [B, 26] : « Le *Grapse mélangé* (1) est un des Décapodes sur lesquels un observateur patient pourrait étudier avec le plus d'exactitude les mœurs de ces animaux. Faibles et timides, ils cessent leurs courses, leurs jeux ou leurs combats,

(1) Dénommé ainsi à cause du mélange des nuances vertes, grises, brunes et blanches qui ornent la carapace.

aussitôt qu'ils ont à redouter le moindre danger : ils s'arrêtent en fixant l'objet de leur crainte et ne tardent pas à se rassurer et à reprendre leurs exercices si on ne les inquiète pas, ou bien, dans le cas contraire, ils fuient avec vitesse au moindre mouvement que l'on fait pour les saisir. Il est vraiment digne de la curiosité d'un naturaliste d'étudier les combinaisons que cet animal emploie pour se soustraire à son ennemi, quand il est poursuivi dans une de ces laisses d'eau séparées de la mer, telle qu'il s'en trouve sur nos rivages : il semble calculer ses démarches, il court dans un sens, revient, s'arrête, et s'il rencontre quelque fente de rocher pour s'y placer, il menace de ses pinces, et ne fuit que quand il est assuré d'échapper au danger. Le Grapse mélangé abandonne plusieurs fois le jour sa demeure aquatique pour se promener au soleil. Il rode pendant la nuit pour chercher les corps morts rejetés par les flots. La femelle, qui a des couleurs plus ternes, pond plusieurs fois l'année, chaque fois 4 à 500 petits œufs ; alors elle se tient sous les pierres ».

J'ajouterai que le *Pachygrapsus marmoratus* Fabr. est digne également de la curiosité d'un physiologiste, et je le montrerai plus loin. Pour le moment, j'attirerai l'attention sur quelques faits des plus importants, jetant le jour sur l'éthologie de tout le groupe.

1° Les Grapses sont très sensibles à l'oxygène, et le recherchent, soit dissous dans l'eau (zone littorale), soit mélangé à l'azote de l'air ; ils font barboter celui-ci dans la chambre branchiale, employant pour cela le mécanisme que j'ai signalé chez les *Carcinus mœnas* Pennant. Ils peuvent vivre quelques heures seulement en dehors de l'eau.

2° Les Grapses vivent parfaitement dans des eaux assez désalées ; dans l'eau douce, ils résistent beaucoup plus longtemps que les *Carcinus mœnas* Pennant. Ils fuient en revanche les eaux chargées de calcaire. Ils pullulent là où abondent les Ulves, et sont absents parmi les Algues rouges et en particulier parmi les Algues incrustantes ; celles-ci les intoxiquent rapidement.

3° Les Grapses, ou *Couriento* des pêcheurs provençaux, courent avec une très grande agilité, mais ils dépensent en très peu de temps toute l'énergie dont ils sont susceptibles. En une minute, surtout si on les excite, ils parcourent 2-3 mètres, puis ils s'arrêtent et, comme s'ils renonçaient à la lutte, ils semblent faire les morts ;

en réalité ils s'arrêtent épuisés, et, si on les laisse alors sur la table du laboratoire, ils y restent souvent et meurent sur place, ne retrouvant pas la force pour aller à la recherche de l'eau qui est nécessaire à leur respiration; placés dans l'eau, ils sont assez longtemps à recouvrer leur énergie et leurs mouvements.

4° Ces Grapses qui sont comme on le voit si sensibles aux poisons de la fatigue sont empoisonnés également par leurs produits d'excrétion (CO^2, produits rénaux, etc.) et aussi par les excrétas des autres animaux.

5° J'ai déjà indiqué l'action toute particulière de l'ammoniaque sur ces animaux.

L'ammoniaque abonde là où il y a des matières organiques et inorganiques azotées (azotates, azotites) et des organismes capables de produire la dénitrification.

Dans les ports, comme le port de Marseille, les Grapses ne se trouvent qu'accidentellement, et s'y rencontraient encore moins quand les eaux d'égoût s'y déversaient, parce que ces eaux sont chargées de matières azotées toxiques et de produits ammoniacaux.

Au milieu des Algues rouges, Vernon [G, 98] a montré qu'il y a également production d'ammoniaque libre, et c'est sans doute ce fait qui peut expliquer, du moins en partie, que les Grapses fuient les Algues des profondeurs.

Les Grapses peuvent d'ailleurs lutter contre l'intoxication ammoniacale par divers procédés.

a) Ils recherchent l'oxygène des eaux superficielles ou de l'air pour fabriquer de l'acide carbonique qui sert à neutraliser le milieu intérieur où pénètre l'ammoniaque; la respiration chez eux est excessivement intense, et, à l'approche de l'hiver au moins, le quotient respiratoire s'abaisse, indiquant que l'excrétion de CO^2 n'est que partielle.

b) Ils recherchent l'eau douce; on sait en effet que les poisons s'exaltent réciproquement dans les organismes; en supprimant ou en diminuant les poisons salins qui se trouvent en dissolution dans l'eau de mer, on atténue ainsi l'action toxique des corps azotés (Voir Ch. V, p. 152).

Les Grapses, avons-nous dit, ne quittent pas la limite de l'eau et de l'air, et les rivages où se fait sentir l'influence de l'eau douce.

Ils ne peuvent descendre dans les eaux plus profondes, où il y a plus d'ammoniaque et où vivent les Algues rouges toxiques pour eux. Malgré leur agilité, ils ne peuvent d'ailleurs se déplacer beaucoup, car la fatigue les arrête presque immédiatement.

Les Grapsidés comprennent un grand nombre de représentants exotiques, littoraux. Diverses espèces propres à l'Amérique méridionale sont abondantes dans les *marais salés*, et s'abritent dans les interstices des arbres morts ; d'autres fréquentent l'embouchure des rivières.

Roux a signalé il y a déjà longtemps [C, 28] l'habitude qu'ont certains d'entre eux de vivre en parasites sur les Tortues. Il a décrit deux espèces ayant ce mode de vie : 1° le *Grapsus testudinum* Roux, qui n'est autre que le *Nautilograpsus minutus* M.-Edw., ou le *Planes linneana* Bell (= *Planes minutus* Dana) et qu'il avait trouvé abrité sous les plis de la peau des cuisses et de l'anus d'une Tortue Couane ; 2° le *Grapsus pelagicus* Roux, qu'il avait rencontré dans les mêmes conditions sur la Tortue Couane des côtes de Sardaigne, à plus de 6 lieues du rivage.

Les navires qui viennent de l'Inde transportent fréquemment des Grapsidés ; les *Plagusia chabrus* White et *squamosa* Latr., les *Nautilograpsus minutus* M.-Edw., les *Pachygrapsus transversus* Gibbes, arrivent ainsi dans nos ports (Marseille ; Boulogne, septembre 1899, d'après M. Giard). Ces *Crustacés erratiques* [Voir Catta, C, 76] restent ainsi accrochés aux flancs des navires en marche, parmi les Algues vertes, les Hydraires et Crustacés fixés, dans une eau parfaitement aérée et pure ; s'ils quittent le navire par instants, ils y reviennent immédiatement pour s'y reposer.

En résumé, les diverses substances chimiques contenues dans l'eau de mer et celles développées par les organismes en activité (poisons de la fatigue en particulier) agissent avec beaucoup d'intensité sur les Grapsidés, qui les évitent et qui luttent vaillamment contre l'empoisonnement qui les menace.

Des associations biologiques chez les Crabes littoraux. — Les Grapses sont fréquemment attaqués par des parasites ; ceci me conduit à indiquer quelques considérations générales sur les associations biologiques présentées par les Crabes littoraux.

Les Crabes littoraux s'infectent plus facilement que les autres ; les *Portumnus variegatus* Leach présentent très fréquemment leur

Entoniscien ; les *Carcinus mœnas* PENNANT portent quelquefois le leur, et souvent aussi des Sacculines ; de même les *Portunus arcuatus* LEACH ; les *Xantho floridus* MONTAGU et les *Pilumnus hirtellus* L. sont parfois parasités ; les Grapses des côtes de Provence portent très souvent la Sacculine de VAN BENEDEN.

Quand un Crabe est parasité, sa respiration est profondément modifiée (Voir chapitre spécial des parasites, 3e p., I) ; l'activité du Crabe s'en ressent profondément ; les mouvements deviennent plus lents ; la croissance et les mues sont arrêtées ; et sur la carapace qui se recouvre plus ou moins d'organismes fixés, le Crabe éprouve souvent le besoin de planter des Algues. M. GIARD a signalé depuis longtemps la curieuse habitude qu'ont les *Portumnus variegatus* LEACH porteurs d'un Entoniscien de placer une touffe d'Algue sur le point le plus convexe de la carapace ; j'ai remarqué que les *Carcinus* sacculinisés du port de Boulogne se comportent de même ; mais l'habillement par les Algues est la règle chez les *Pachygrapsus marmoratus* FABR. sacculinisés ; dans les calangues rocheuses de la côte de Provence, les Grapses vivent au milieu des Ulves, et c'est toujours avec ces Algues, et jamais avec des Algues rouges qu'ils s'habillent ; parfois toute la carapace est dissimulée sous des Algues vertes et des Bryozoaires ; ceux-ci sont fixés aux poils qui garnissent les pattes et mêmes sur la carapace.

Ainsi l'habillement par des Algues n'est pas l'apanage exclusif des Oxyrhynques ; il se rencontre aussi chez les Cyclométopes et les Catométopes parasités.

Crabes terrestres et Crabes d'eau douce. — Je n'ai pu les observer à l'état vivant.

Crabes parasites. — Aux Crabes littoraux se rattache tout un groupe de formes profondément modifiées, par la vie parasitaire dit-on, le groupe des Pinnothéridés.

J'ai pu observer fréquemment les *Pinnotheres pisum* L., petits Crabes qui vivent à l'intérieur des coquilles de *Mytilus*, de *Cardium*, etc. Chez ces Crabes le dimorphisme sexuel est très prononcé et le développement se fait par une série de véritables métamorphoses. L'eau que respirent ces animaux est une eau filtrée, mais souvent cette eau reste plusieurs heures à l'intérieur de la coquille sans être renouvelée, et pendant ce temps elle se charge des produits

d'excrétion de la Moule (CO^2, excréta urinaires, etc.); aussi les *Pinnotheres* présentent une très grande résistance aux intoxications; dans une eau très chargée de CO^2, ils entrent dans une sorte de vie latente, et peuvent rester immobiles, comme morts, pendant 4 jours.

Les *Pinnotheres pisum* L. se trouvent fréquemment, comme à Arcachon, dans les coquilles fixées aux flancs des bateaux; celles-ci n'émergent alors jamais de l'eau, qui circule d'une façon continue dans la chambre branchiale.

On verra dans la seconde partie de ce travail que les modifications présentées par les Crabes parasites rappellent celles provoquées par la vie fouisseuse, et qu'un certain nombre de formes de la famille des Pinnothéridés (Myctire) sont même probablement fouisseuses.

§ 12. — Les Oxyrhynques.

Les Oxyrhynques abondent sur nos côtes, ils vivent à diverses profondeurs, presque toujours parmi les Algues rouges; les *Pisa* se rencontrent fréquemment dans les touffes de *Cystoseira* et d'*Halydris*; les *Eurynome* miment les concrétions coralligènes. Leurs mouvements sont assez lents. Leurs mœurs, bien connues, sont des plus curieuses: l'habillement a été en particulier fort bien décrit par Aurivillius [C, 89]; il peut se faire grâce à des saillies chitineuses à ornementation variée.

Ces divers Crabes se comportent presque tous de même au point de vue respiratoire, aussi n'insisterai-je pas sur les conditions éthologiques qui varient peu.

J'ai observé à l'état vivant les espèces suivantes:

Stenorhynchus phalangium Pennant. — Wimereux. St-Vaast. Arcachon. Méditerranée.

Stenorhynchus tenuirostris Leach. — Arcachon.

Inachus dorynchus Leach. — Wimereux. St-Vaast.

Inachus dorsettensis Pennant. — Arcachon.

Inachus thoracicus Roux. — Méditerranée.

Pisa Gibsi Leach. — St-Vaast.

Pisa tetraodon Pennant. — Wimereux. St-Vaast. Arcachon. Méditerranée.

Hyas coarctata Leach. — St-Vaast.

Hyas araneus L. — St-Vaast.

Maia squinado Herbst. — St-Vaast. Arcachon. Méditerranée.
Eurynome aspera Pennant. — St-Vaast. Marseille (Broundo).

Les *Stenorhynchus phalangium* et les *Inachus dorynchus* abondent surtout parmi les Algues rouges littorales; les premiers s'habillent d'Algues, les seconds, qui peuvent vivre dans les endroits vaseux, d'Eponges, de Bryozoaires. Les *Pisa tetraodon* sont fréquents dans les touffes d'*Halydris*; j'ai rencontré assez souvent des *Pisa Gibsi* dans des *Cystoseira* (parcs aux Huîtres et Gatteville).

Les *Hyas araneus* et les *Maia squinado* vivent dans des eaux plus profondes, souvent avec les précédentes; les *Hyas coarctata* sont fréquents dans les coquilles d'Huîtres trouées de St-Vaast. Les *Stenorhynchus tenuirostris* et les *Inachus dorsettensis* se rencontrent dans les profondeurs sableuses d'Arcachon, et les échantillons ramenés par les filets de pêche sont toujours habillés de sable. Les *Eurynome aspera* sont caractéristiques des fonds à Algues calcaires, avec les *Ebalia* et quelques autres espèces; à Marseille les *Eurynome aspera* abondent également dans les graviers coralligènes du Broundo, avec quelques formes spéciales, telles que les *Pisa corallina*, les *Lissa chiragra* (dits Crabes goutteux, à cause de la déformation de la carapace), et aussi des *Inachus scorpio*. Les *Stenorhynchus longirostris*, les *Inachus scorpio* et les *Eurynome aspera* gagnent les grandes profondeurs.

CONCLUSIONS.

Dans les aperçus éthologiques qui précèdent, j'ai insisté presque uniquement sur les faits qui ont quelque rapport avec les phénomènes respiratoires. Dès maintenant on voit que les Décapodes, suivant les groupes et les habitudes, subissent très inégalement l'influence des *agents chimiques*, des *agents physiques (chaleur, lumière)*, des *agents mécaniques*, et aussi les *influences nerveuses*.

Agents chimiques. — 1° J'ai reconnu qu'il fallait toujours placer *en première ligne l'influence des agents chimiques :* la répartition des animaux est en corrélation avec les intoxications qui peuvent se produire au sein des eaux, ce qui n'est pas étonnant si l'on considère que *les intoxications sont dues à des variations de la composition*

chimique du milieu auxquelles les êtres vivants ne sont pas habitués. On sait *combien la notion de poison est relative*; telle dose de poison toxique pour un animal ne l'est pas pour un autre, et telle dose cesse d'être toxique si l'animal y arrive progressivement. *Dans les intoxications, tout est affaire d'habitude.* J'ai essayé de le montrer dans les divers groupes que j'ai examinés; mais il y a des Crabes qui changent difficilement d'habitudes, comme les Grapses, et d'autres au contraire pour lesquels c'est chose facile (Portunes).

2° J'ai montré qu'en général les formes qui vivent dans les eaux chaudes et qui ont eu plus de chance que les autres de rencontrer des organismes calcigènes se sont habituées souvent à un genre d'intoxication particulière, à une *intoxication alcaline*, par l'ammoniaque très vraisemblablement, au point que souvent elles ne peuvent plus s'en passer; c'est ce que j'ai fait voir chez les Alphéidés, chez certains Pagures, chez les Oxystomes, et quelques Oxyrhynques. J'ai remarqué que les formes des fonds coralligènes vivent aisément dans les eaux littorales souillées de matières azotées, et d'organismes dénitrificateurs.

3° J'ai indiqué également le mécanisme par lequel d'autres Crabes résistent momentanément à l'intoxication ammoniacale: *l'acide carbonique est plus souvent un antitoxique qu'un toxique.*

4° J'ai reconnu que *les actions toxiques, soit des alcalis (ammoniaque), soit des acides, se font moins sentir dans les eaux désalées*; il semble que l'eau de mer renferme des substances capables d'exalter les poisons qui agissent sur les organismes; mais ici c'est encore affaire d'habitude, comme on le constate chez les animaux qui vivent dans les eaux à salure variable (Grapses).

Chaleur. — L'influence de la chaleur est souvent indirecte; le chimisme des eaux chaudes n'étant pas le même que le chimisme des eaux froides; à l'automne on constate des modifications curieuses à ce point de vue.

On sait qu'en général à mesure que la température s'élève les combustions respiratoires augmentent, et que leur intensité est proportionnelle aux carrés des températures. Ceci est vrai pour les Champignons, pour les plantes vertes; je l'ai vérifié chez les

Carcins et les Palémons qui supportent parfois des surchauffes considérables.

Mais beaucoup de Crustacés périssent par une chaleur trop intense, ou par un froid trop vif ; et certainement, avant de mourir, ils luttent contre l'échauffement ou le refroidissement. A Arcachon, du 15 octobre au 1er novembre 1898, la température s'est abaissée brusquement de 18° à 15-14° ; c'est alors que les Crabes littoraux étudiés se sont mis à absorber de l'acide carbonique ; sous l'influence de ce changement de température, les Bactéries dénitrifiantes l'auraient sans doute emporté sur les Bactéries nitrifiantes : les eaux se seraient chargées d'ammoniaque et d'azote libre et, en luttant contre cette intoxication saisonnière, les Crustacés auraient lutté en même temps contre le froid, car il serait formé du carbonate d'ammonium et par suite un grand dégagement de chaleur dans les tissus, qui aurait favorisé sans doute ensuite la transformation de ce carbonate en carbonate de chaux.

Lumière. — 1° L'influence de l'obscurité se fait sentir chez les formes des profondeurs, en particulier chez les formes abyssales (Pagures), chez les formes fouisseuses (Pagures, Homaridés, Thalassinidés, Corystidés), et chez certaines formes parasites *(Pinnotheres)*. Partout elle semble être la cause d'une plus faible chitinisation et de la dépigmentation ; on voit donc qu'elle est modificatrice des actions chimiques internes qui se passent dans l'organisme.

2° Il semble résulter de mes observations que toutes les fois que la pigmentation générale tend à s'affaiblir, la sensibilité visuelle diminue (Pagures), ce qui n'est pas étonnant puisque l'œil n'est en somme qu'une tache pigmentaire.

3° La lumière a une influence marquée sur l'activité musculaire. On sait qu'en général les Crustacés sont beaucoup plus actifs la nuit que le jour, et j'ai remarqué qu'un éclairement un peu intense a souvent des effets d'inhibition (Porcellanes). Chez les Pagures, les phénomènes sont beaucoup plus complexes qu'ailleurs, car l'activité de l'abdomen semble indépendante de celle des pattes ambulatoires. Ici encore il faut tenir compte de l'influence de l'habitude.

Agents mécaniques.— 1° J'ai étudié avec soin la vie fouisseuse, chez les *Crangon*, les Homaridés, Thalassinidés, les *Atelecyclus*,

les Portunidés, etc., et j'ai en particulier indiqué le rôle des divers appendices dans l'enfouissement des Callianasses.

2° J'ai montré l'immobilité adaptative qui résulte de la vie fouisseuse.

3° J'ai indiqué que chez les animaux fouisseurs, la sensibilité tactile s'accroît notablement.

4° J'ai étudié au point de vue mécanique l'*adaptation pagurienne* et en particulier le rôle important joué par l'abdomen.

5° J'ai mis en évidence l'influence de la fatigue chez Crustacés, et ici encore j'ai traité la question en me plaçant sur le terrain de la chimie (influence des poisons de la fatigue sur les Grapses).

Influences nerveuses. — 1° J'ai fourni comme on vient de le voir quelques indications sur la sensibilité visuelle et sur la sensibilité tactile.

2° J'ai montré l'influence des émotions chez les Pagures, qui précisément se sont prêtés à l'étude précédente.

Lorsque plus tard j'étudierai la physiologie des muscles respiratoires, je montrerai que suivant les cas ils sont sensibles surtout, ou bien aux agents chimiques, ou bien aux agents physiques, ou bien aux agents mécaniques; mais bien souvent les réflexes nerveux viennent modifier les mouvements respiratoires et masquer en partie l'influence que l'on cherche à mettre en évidence.

CHAPITRE II

Schéma de l'appareil respiratoire chez les Crustacés Décapodes (1).

Les Crustacés Décapodes descendent, comme tous les Crustacés dits supérieurs, des Phyllopodes, par l'intermédiaire des *Nebalia* et des Schizopodes; aussi pour comprendre l'architecture d'un Décapode, il peut être intéressant de rappeler les dispositions présentées par les formes primitives : Phyllopodes, *Nebalia*, Schizopodes.

Chez les *Branchipus*, la portion basilaire du membre est vaguement divisée en trois articles, qui portent des vésicules aplaties en forme de lame : *proépipodite* (sur le 1er article), *épipodite* (sur le 2e article ou coxopodite), *exopodite* et *endopodite* (sur le 3e article ou basipodite). Ces lames, faiblement chitinisées, qui noircissent facilement par l'acide osmique et rougissent de même par l'acide azotique (ce qui indique une affinité particulière des tissus pour l'oxygène) ont un rôle respiratoire manifeste.

Les *Nebalia* ont encore des appendices lamelleux, mais les endopodites s'allongent et sont composés d'articles, tandis que les proépipodites sont rudimentaires. Les exopodites et les épipodites sont respiratoires au niveau du thorax, qui a 8 segments et qui est protégé par une carapace céphalique comme chez les Décapodes.

Chez les Schizopodes, les branchies se développent en général par bourgeonnement de l'épipodite ; chez les *Lophogaster*, elles se composent de 3 rameaux ; chacun d'eux porte une double rangée de pinnules; celles-ci portent elles-mêmes une double rangée de lamelles branchiales ; chez les Eucopéidés [Sachs, *Schizopodes du Challenger*] une branchie s'insère au-dessus de l'article basilaire qui porte l'épipodite, et semble située sur les flancs du corps ; on

(1) Ce chapitre, pour lequel j'ai emprunté beaucoup au Cours de M. Bouvier, ne renferme rien de personnel ; il n'est que l'exposé sommaire de la conception classique de l'appareil respiratoire des Crustacés étudiés dans ce travail.

voit apparaître là une disposition qui deviendra constante chez les Décapodes.

Chez les Pénéidés, que beaucoup d'auteurs considèrent comme les formes ancestrales de ces Crustacés, on voit assez nettement, surtout chez la larve, les *3 articles basilaires* des appendices des Phyllopodes, mais les premiers articles soudés aux *épimères*, lames fortement chitinisées, forment les flancs du corps (1), et portent ce que l'on appelle les *pleuro* et *arthrobranchies*, tandis que les deuxièmes articles (coxopodites) sont munis des épipodites qui bourgeonnent souvent une branchie *(podobranchie)*.

Claus a indiqué chez un Pénée le développement des bourgeons branchiaux ; ceux-ci apparaissent sur les appendices thoraciques, d'abord suivant trois rangées : les bourgeons *a* sur les épipodites *ep*, les bourgeons *b* sur la portion de chitine amincie qui relie les articles basilaires 1 et 2, les bourgeons *c* sur ou auprès des articles 1 qui se soudent aux flancs du corps : bientôt après apparaît une quatrième rangée, *c'*. En désignant par les chiffres 1 à 8 les divers segments du thorax, d'avant en arrière, on a pour un stade larvaire de Pénée la formule suivante :

$$Ep\,(1-7) \quad a\,(2-6) \quad b\,(3-7) \quad c\,(1-7) \quad c'\,(2-8).$$

Cette formule est aussi celle du *Cerataspis*, mais chez un Pénée adulte de nos côtes, il y a une réduction presque totale des podobranchies *a*.

$$Ep\,(1-6) \quad a\,(2) \qquad b\,(3-6) \quad c\,(1-7) \quad c'\,(2-7).$$

Pour certains auteurs (Huxley), b = arthrobranchies, pour d'autres, $b + c$ = arthrobranchies.

Chez les *Eucyphota*, on observe des réductions très grandes dans la formule branchiale.

Le nombre des épipodites est très variable (Voir le chap. des épipodites, p. 179) ; il y a tout au plus une podobranchie, *a* (2), souvent une seule arthrobranchie, *b* (3) ; les branchies *c* ne se montrent jamais ;

(1) Les ligne de soudure entre les articles basilaires 1 et les épimères correspondants sont très nettes chez les Pénéides, et se voient également chez quelques Galatheides (Voir à ce sujet le chapitre relatif aux épipodites, p. 177).

les 5 branchies développées qui sont couchées sur les flancs épiméraux sont les branchies c' (4 — 8) ; c' (3) est rare.

Les *Pandalus* sont parmi les formes qui présentent une formule branchiale assez complète, les arthrobranchies étant au nombre de 5.

Ep (1 — 7) *a* (2) *b* (3 — 7) *c'* (4 — 8).

Chez les Alphéidés, à caractères très primitifs, la formule la plus complète que l'on rencontre (chez l'*Alpheus strenuus* Dana) est

Ep (1 — 7) (1) *a* (2) *b* (3) *c'* (3 — 8) ;

b est souvent rudimentaire ou nulle ; c' (3) manque en général ; le nombre des épipodites peut s'abaisser jusqu'à 2.

Tandis que chez beaucoup d'*Hippolyte*, on a :

Ep (1 — 5) *a* (2) *c'* (4 — 8) ;

chez les *Virbius varians* Leach et *viridis* Otto, on n'a plus que :

Ep (1 — 2) *c'* (4 — 8).

Chez les *Palæmon serratus* Pennant, la formule est :

Ep (1 — 2) *a* (2) *b* (3) *c'* (3 — 8).

Chez les *Reptantia* les plus primitifs, c'est-à-dire chez les Homaridés-Thalassinidés, les épipodites qui (contrairement à ce qui se passe chez les formes nageuses, *Virbius* et *Palæmon*) restent fonctionnels grâce aux mouvements des pattes marcheuses subsistent en général, ainsi que les branchies qu'ils protègent et nettoient.

La formule du Homard est

Ep (1 — 7) *a* (2 — 7) *b* (3 — 7) *c'* (5 — 8).

Chaque épipodite, sauf le premier, porte en dedans de lui une podobranchie (concrescente avec lui chez les Astaciens) ; il y a

(1) Coutière [A, 99] admet un 8e épipodite ; je ne suis pas de son avis (Voir le chapitre des épipodites, p. 181.).

5 paires d'arthrobranchies (3 — 7), celles des deux premières paires plus développées que les autres, et 4 pleurobranchies (5 — 8).

Chez les Paguridés et les Galathéidés, on retrouve, du moins chez les formes primitives, les branchies, *b*, *c* et *c'* des Homaridés, mais les épipodites subissent des réductions souvent considérables, ce qui entraîne la disparition des podobranchies.

Les Dromiacés abyssaux ont un appareil branchial de Homarien ; chez les *Homolodromia* M.-Edw. vivant à 2.000^{m}, M. Bouvier a trouvé :

Ep (1 — 6) *a* (2 — 6) *b* (3 — 7) *c* (3 — 7) *c'* (5 — 8) ;

chez les *Dromia vulgaris* M.-Edw., on a :

Ep (1 — 4) *a* (2) *b* (3 — 7) *c* (2 — 6) *c'* (5 — 8),

mais les arthrobranchies (5, 6, 7) sont très réduites, et l'on est conduit à la formule habituelle des Crabes :

Ep (1 — 3) *a* (2 — 3) *b* (3 — 4) *c* (2 — 4) *c'* (5 — 6) ;

les podobranchies (2 — 3) sont plus ou moins réduites (surtout 3 *a*), ainsi que *c* (2) ; il y a deux paires d'arthrobranchies (3 et 4) ; celles de la paire 4 ont à peu près le développement de *c'* (5 et 6).

Mais cette formule admet des réductions portant surtout sur les branchies antérieures, chez les formes pélagiques (Neptunidés), chez quelques formes terrestres (Sésarmes), mais surtout chez les espèces des fonds coralligènes (Oxystomes) et les formes parasites *(Pinnotheres)* ; les formes fouisseuses ont une formule assez complète. En général ce sont les branchies exposées aux actions toxiques qui disparaissent.

Le plus souvent les branchies, quelle que soit leur origine, sont formées d'un axe qui porte deux rangées de lamelles. Chez les *Reptantia* primitifs, ces lamelles sont remplacées par des filaments ; il y en a 4 rangées chez les larves de Homards et chez les Thalassinidés adultes ; chez les Paguridés et les Dromiacés primitifs, on assiste à une évolution commençante dans le sens des Homaridés. Dans le chapitre relatif aux épipodites, j'aurai à expliquer cette transformation adaptative de la branchie, durable ou passagère (Voir p. 189).

CHAPITRE III.

Aperçu sur le fonctionnement de l'appareil respiratoire.

Le fonctionnement de l'appareil respiratoire chez les Crustacés Décapodes est indiqué d'une façon très remarquable dans une note lue à l'Académie des Sciences le 8 octobre 1838 par H. Milne-Edwards, et intitulée : *Recherches sur le mécanisme de la respiration chez les Crustacés* [D, a, 39]. C'est le compte rendu d'expériences que fit l'illustre zoologiste, en compagnie d'Audouin, lors du voyage de ces deux savants à Granville.

Voici les conclusions que l'on peut dégager du mémoire de Milne-Edwards.

I. *L'organe actif dans la production du courant respiratoire est le scaphognathite*, grande lame ovalaire dépendant de la mâchoire postérieure, incessamment en mouvement dans le canal qui prolonge en avant la chambre branchiale.

Expérience 1. — Si on ouvre largement la cavité branchiale d'un Crabe, si on enlève la voûte de cette cavité, en ayant soin de ne pas léser le canal antérieur, le courant qui traverse celui-ci d'arrière en avant subsiste.

Donc l'agent actif est situé à l'intérieur de ce canal.

Expérience 2. — Si on laisse intacte la cavité respiratoire, mais si on maintient dans l'immobilité les pattes-mâchoires, et par suite les épipodites qui en dépendent, le courant ne subit pas de variations notables.

Le courant n'est pas dû aux épipodites.

Expérience 3. — Si on coupe le scaphognathite, le courant s'arrête et il n'est pas possible de le rétablir en mettant en mouvement les épipodites.

L'organe actif n'est autre que le scaphognathite.

II. *L'entrée de l'eau dans la chambre branchiale a lieu, chez les Macroures par tout le bord inférieur du branchiostégite, chez les Crabes par un point particulier immédiatement en avant des pattes antérieures* (sauf le cas des Dorippes, des Leucosies et des Ranines).

Les orifices expirateurs sont toujours situés en avant du cadre buccal.

Expérience 1. — « Nous plaçâmes dans un vase rempli d'eau de mer un *Maia squinado*, en ayant soin de faire plonger dans le liquide l'ouverture de la cavité branchiale située au-devant de la base des pattes antérieures, et de maintenir au-dessus de la surface de l'eau la terminaison du canal par lequel cette même cavité vient communiquer avec l'extérieur, au-devant de la bouche. *Les pattes-mâchoires externes étaient d'abord rapprochées*, et par conséquent la première de ces ouvertures était fermée par le prolongement externe de l'article basilaire de ces organes, mais *l'animal ne tarda pas à les écarter* de façon à relever l'espèce de volet formé par cette pièce solide, et alors nous vîmes presque aussitôt l'eau monter dans le canal dont il vient d'être question, et déborder de chaque côté de la bouche en quantité considérable ».

Expérience 2. — « Nous renversâmes ensuite l'animal, de façon à maintenir au-dessus du niveau de l'eau l'ouverture qui auparavant y était plongée, et à placer dans ce liquide l'extrémité du canal qui dans l'expérience précédente était exposée à l'air. Le *Maia* fit mouvoir comme auparavant ses pattes-mâchoires, mais il n'arriva pas une seule goutte d'eau au bord de l'ouverture ainsi soulevée, et nous remarquâmes bientôt qu'un grand nombre de bulles d'air s'échappaient de l'extrémité du canal immergé, de la même manière que nous avons vu l'eau en sortir quand l'appareil respiratoire était en communication avec ce liquide par l'ouverture postérieure de la cavité branchiale ».

CHAPITRE IV.

Discussion raisonnée et expérimentale de l'opinion de Milne-Edwards sur la circulation de l'eau dans la chambre branchiale.

Complexité du problème ; ses données (données mécaniques et données biologiques). — Travail du scaphognathite. — Fatigue de cet organe. — Critique des expériences de Milne-Edwards et de la méthode de l'émersion. — Méthode des liquides et des poudres colorés. — Du renversement du courant respiratoire et de ses conséquences.

§ 1. — Complexité du problème. Ses données. — Données mécaniques ; données biologiques.

Les conclusions des expériences de Milne-Edwards ne sont pas exactes ; le problème de la circulation de l'eau dans la chambre branchiale est beaucoup plus complexe que ne le supposait ce savant ; les données sont à la fois des données mécaniques et des données biologiques.

Je n'ai pas la prétention de résoudre d'une manière rigoureuse le problème, — cela serait, je crois, bien difficile, — mais seulement de l'aborder par ses points de vue intéressants. Les quelques calculs que j'introduirai ne doivent être considérés que comme un mode facile d'exposition ; comme leurs résultats seront traduits en langage ordinaire, ils pourront être passés sans inconvénients par le lecteur ; ils ne seront d'ailleurs qu'une expression imparfaite de la réalité.

Données mécaniques. — Je simplifierai déjà la question en supposant que l'appareil respiratoire des Crustacés que j'étudie a une forme géométrique.

La chambre branchiale et la gouttière expiratrice peuvent être

assimilées à deux cylindres superposés, C et c, le cylindre inférieur, C, de longueur L et de diamètre large, le cylindre supérieur, c, de longueur l et de diamètre étroit. Les deux cylindres communiquent. L'eau peut entrer par une fente pratiquée le long d'une génératrice du grand cylindre, ou bien par une série d'orifices le long de la même génératrice, et sortir par l'orifice supérieur du petit cylindre.

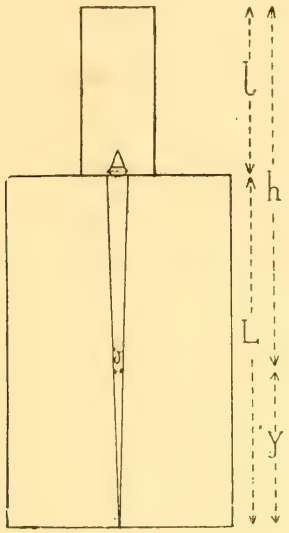


Fig. 1. — Schéma de l'appareil respiratoire. L, longueur du cylindre C ; l, longueur du cylindre c ; h, hauteur verticale comptée du point d'entrée de l'eau au niveau libre de celle-ci ; y, distance entre la base de la cavité branchiale et l'orifice d'entrée de l'eau ; Δ, diamètre maxima de la fente d'entrée ; δ, diamètre au point d'entrée.

La circulation de l'eau a lieu sous l'action d'une lame ondulante, le scaphognathite, qui se meut à l'intérieur de c, emprisonnant à chaque battement une quantité d'eau u, pour la rejeter ensuite par l'orifice supérieur ; le nombre des battements de la lame motrice étant n par minute, la quantité d'eau qui est ainsi rejetée pendant cet espace de temps est

$$v = nu$$

A mesure que l'eau est ainsi soustraite à la partie supérieure,

en rentre une quantité égale, par la fente inspiratrice ou par les orifices qui remplacent celle-ci.

En un point quelconque la quantité d'eau qui entre est proportionnelle à la largeur de la fente ou au diamètre de l'orifice. Si en effet on considère un temps t assez court pour que la masse d'eau contenue dans l'appareil puisse être supposée immobile, on peut appliquer à cette masse liquide le principe de Pascal. La diminution de pression exercée par le scaphognathite sur l'unité de surface au niveau de la section du petit cylindre, $-p$, se transmet intégralement en tous les points de la surface-limite du liquide, et en particulier en tous les points de la fente inspiratrice. C'est la pression $-p$ ainsi transmise qui est la cause de l'entrée de l'eau. Les pressions étant égales sur des surfaces égales, l'entrée de l'eau, calculée par unité de surface, est uniforme.

En supposant la fente de diamètre constant, la quantité d'eau qui entre en un point pendant une minute sera

$$\frac{v}{L} = \frac{nu}{L}$$

Données biologiques. — Ce qui rend fort original cet appareil, et ce qu'il ne faut pas oublier, c'est que le scaphognathite, la lame motrice, est un organe vivant, susceptible de se renforcer ou de s'affaiblir, subissant au plus haut point l'influence de la fatigue.

Force du scaphognathite. — La force du scaphoquathite est d'autant plus intéressante à considérer qu'elle est proportionnelle à $-p$, et par suite à $v = nu$.

La force du scaphognathite est assez variable.

1° *Elle varie d'une espèce à l'autre* ; en général, je le montrerai dans la suite, elle s'affaiblit dans chaque phylum de l'arbre généalogique des Crustacés à mesure que les formes se différencient.

2° *La force du scaphognathite varie avec l'âge* ; elle diminue avec lui, relativement à la taille.

3° *La force du scaphognathite est considérablement influencée par les poisons qui peuvent apparaître dans le milieu externe ou le milieu interne* ; les acides, tels que CO^2, semblent augmenter, du

moins pour une durée de temps limité (la fatigue survenant vite), la force de l'organe; les alcalis, tels que AzH^3, au contraire la diminuent considérablement ; les poisons de la fatigue (influence de l'activité et de la sédentarité) ont des effets intéressants.

§ 2. — Travail du scaphognathite.

Les données précédentes vont me permettre d'établir, d'une façon approximative, la valeur du travail effectué par le scaphognathite.

Il est bon, à cet effet, de distinguer plusieurs cas.

1er Cas. — *L'eau entre par un seul point* (point limité de la fente supposée obturée dans le reste de son étendue, ou bien orifice unique).

Soit h la distance verticale de ce point à l'orifice expirateur.

Le travail effectué pendant une minute sera (frottements non compris)

$$t = nu\rho h$$

ρ étant la densité de l'eau (1 pour l'eau douce, valeur un peu plus forte pour l'eau de mer).

2e Cas. — *L'eau entre par une fente de largeur uniforme et de longueur L.*

La quantité d'eau qui entre en un point quelconque est

$$\frac{nu}{L}$$

et le travail correspondant

$$\frac{dt}{dh} = \frac{nu\rho}{L} \times h$$

Le travail total

$$T = \int_{l}^{L+l} \frac{nu\rho h}{L}\, dh = \frac{nu\rho}{L} \int_{l}^{L+l} h\, dh$$

$$= nu\rho \left(\frac{L}{2} + l \right)$$

Ceci en supposant les cylindres verticaux ; s'ils sont inclinés sur l'horizon d'un angle ω, on aura la formule

$$T = nu\rho \left(\frac{L}{2} + l \right) \sin \omega$$

Pour les frottements, il faut ajouter un terme F ; d'où

$$T' = nu\rho \left(\frac{L}{2} + l \right) \sin \omega + F$$

3e Cas. — *L'eau entre par une série d'orifices étagés les uns au-dessus des autres et égaux.*

En général il y a 6 orifices, le premier en arrière des pattes-mâchoires postérieures, les autres en arrière des diverses pattes.

La quantité d'eau qui entre par chaque orifice est

$$\frac{nu}{6}$$

et le travail correspondant

$$\frac{dt}{dh} = \frac{nu\rho}{6} \times h$$

En supposant les orifices équidistants, le travail correspondant à l'orifice de rang K sera égal à

$$\frac{nu\rho}{6} \left[\left(K - \frac{1}{2} \right) \frac{L}{6} + l \right]$$

et le travail total à

$$T = nu\rho \left(\frac{L}{2} + l \right)$$

§ 3. — Fatigue du scaphognathite.

Le travail du scaphognathite ne peut pas dépasser une certaine limite, car l'organe se fatigue.

La fatigue du scaphognathite est évidemment fonction du travail qu'il accomplit lui-même, et des autres travaux effectués par l'animal.

Or, le scaphagnothite ne peut se reposer sans danger pour l'animal qui s'asphyxierait.

Toutes les circonstances qui entraîneront une diminution du travail du scaphognathite sans déterminer une diminution de l'hématose seront donc avantageuses.

D'après l'évaluation même de ce travail,

$$T = nu\rho \left(\frac{L}{2} + l\right) \sin \omega + F$$

on voit que les circonstances qui peuvent entraîner sa diminution seront diverses ; les frottements, la longueur de la chambre branchiale, la densité du fluide, enfin le débit peuvent varier.

Diminution des frottements. — Les frottements dépendent du nombre, de la disposition et de la structure des branchies ; mais ceux-ci sont eux-mêmes fonction du mode de circulation de l'eau, et j'aurai à les examiner plus loin au cours de cet ouvrage.

Diminution de la longueur de la chambre branchiale. — 1° Elle peut être obtenue simplement par un *changement d'attitude* du Crustacé ; l'attitude horizontale a un grand avantage, le travail se trouvant réduit aux frottements ($\sin \omega = o$) ; mais chez un animal la possibilité des attitudes obliques et verticales constitue, dans bien des cas du moins, une supériorité notable.

2° *A mesure que les formes se spécialisent, la longueur de la chambre diminue*, et par ce fait le scaphognathite se trouve soulagé quand l'animal a une situation verticale ou oblique. Dans la seconde partie de ce travail, je montrerai que le rapport $\frac{\text{longueur de la carapace}}{\text{largeur}}$

est fort intéressant à considérer, et qu'en particulier chez les Cancédidés il permet de sérier les espèces (Voir p. 225).

3° *La fente d'entrée de l'eau a des formes diverses qui équivalent, au point de vue du travail du scaphognathite, à des longueurs diverses.*

Je vais supposer que l'*eau entre par une fente qui partant de O s'élargit progressivement, ceci d'arrière en avant.* Soient Δ le diamètre maximum et δ le diamètre en un point situé à la hauteur y.

$$\delta = y \frac{\Delta}{L}$$

La quantité d'eau qui entre en ce point est proportionnelle à δ, c'est-à-dire égale à

$$a\, y \frac{\Delta}{L}$$

a étant une constante que l'on peut déterminer par la relation

$$\int_0^L a\, y\, dy \frac{\Delta}{L} = a \frac{\Delta}{L} \int_0^L dy\, y = \frac{1}{2} a\, \Delta\, L = nu$$

ce qui donne

$$a = \frac{2\, nu}{\Delta\, L}$$

La quantité d'eau qui entre au point considéré est donc égale à

$$\frac{2\, nu}{L^2} (L + l - h)$$

et le travail correspondant

$$\frac{dt}{dh} = \frac{2\, nu\rho}{L^2} (L + l - h)\, h$$

Le travail total est donc égal à

$$T = \frac{2\,nu\rho}{L^2}\left[(L+l)\int_l^{L+l} h - \int_l^{L+l} h^2\right] dh$$

$$= \frac{2\,nu\rho}{L^2}\left[(L+l)\frac{L}{2}(L+2l) - \frac{4}{3}(L^2+3Ll+3l^2)\right]$$

$$= nu\rho\left(\frac{L}{3}+l\right)$$

Je suppose maintenant que la *fente s'élargit d'avant en arrière.*

On a

$$\frac{dt}{dh} = \frac{2\,nu\rho}{L^2}(h-l)\,h$$

$$T = \frac{2\,nu\rho}{L^2}\left[\int_l^{L+l} h^2 - l\int_l^{L+l} h\right] dh$$

$$= \frac{2\,nu\rho}{L^2}\left[\frac{L}{3}(L^2+3Ll+3l^2) - 3l(L+2l)\right]$$

$$= nu\rho\left(\frac{2}{3}L+l\right)$$

Ainsi, dans le premier cas, tout se passe comme si la carapace avait un tiers de la longueur en moins ; dans le second cas, comme si elle avait un tiers en plus.

L'élargissement antérieur de la fente, si petit qu'il soit, a donc un avantage très grand.

4° Il y a un avantage du même ordre quand il existe des orifices séparés pour l'entrée de l'eau et que l'orifice antérieur augmente son diamètre.

Précisément Milne-Edwards a montré que cet orifice a un diamètre qui peut varier d'un moment à l'autre ; quand les pattes mâchoires s'écartent, celui-ci augmente, et par suite le scaphognathite est soulagé.

Je suppose que l'orifice antérieur devient K fois plus grand. On a

$$T = \frac{6}{6+(K-1)}\, nu\rho \left(\frac{L}{2} + l\right) + \frac{K-1}{6+(K-1)}\, nu\rho \left(\frac{L}{12} + l\right)$$

$$= nu\rho \left[6\,\frac{L}{2} + (K-1)\,\frac{L}{12} + \Big(6 + (K-1)\Big)\, l \right]$$

$$= nu\rho \left[\frac{36 + (K-1)}{12\,[6+(K-1)]}\, L + l \right]$$

$$\text{Si } K = 1,\ T = nu\rho \left(\frac{36}{12 \times 6}\, L + l \right) = nud \left(\frac{L}{2} + l \right)$$

$$\text{Si } K = 2,\ T = nu\rho \left(\frac{37}{12 \times 7}\, L + l \right)$$

$$\text{Si } K = 3,\ T = nu\rho \left(\frac{38}{12 \times 8}\, L + l \right)$$

$$\text{Si } K = 4,\ T = nu\rho \left(\frac{39}{12 \times 9}\, L + l \right)$$

$$\text{Si } K = 5,\ T = nu\rho \left(\frac{40}{12 \times 10}\, L + l \right) = nud \left(\frac{L}{3} + l \right)$$

On voit en effet que tout se passe comme si la longueur de la carapace diminuait lorsque l'orifice antérieur s'élargit.

Valeur de K.....	1	5	10	25	55
Valeur correspondante de L	$\frac{L}{2}$	$\frac{L}{3}$	$\frac{L}{4}$	$\frac{L}{6}$	$\frac{L}{8}$

On voit de plus, d'après ce tableau, que ceci n'est sensible que pour les faibles élargissements de l'orifice antérieur ; or, ce sont précisément ceux que l'on observe dans la nature, et c'est heureux pour les branchies postérieures qui, sans cela, seraient irrémédiablement vouées à une disparition prompte, car pour qu'une branchie se conserve il faut qu'elle soit placée dans une eau renouvelée et pure.

Lorsque l'orifice antérieur devient cinq fois plus grand, et c'est là le maximum, le résultat est le même que lorsque la fente d'entrée s'élargit progressivement d'arrière en avant.

5° Enfin *l'émersion d'une partie de la fente inspiratrice équivaut à une modification de longueur*, mais elle entraîne en même temps des changements dans la nature du fluide respiratoire ; je vais donc étudier ses effets avec la diminution de la densité du fluide respiratoire.

Diminution de la densité du fluide respiratoire. — Les Crustacés Décapodes ont souvent émigré au cours de leur évolution dans les eaux douces et même dans l'air. La vie dans les eaux douces et la vie mi-aérienne entraînent des modifications du travail du scaphognathite, la densité de l'eau douce et surtout celle de l'air étant plus faible que celle de l'eau de la mer.

Je vais examiner l'influence d'une émersion partielle.

Influence de l'émersion. — Je suppose que la partie antérieure de la fente inspiratrice sorte de l'eau d'une quantité e.

Dans ce cas le scaphognathite pompe à la fois de l'eau et de l'air.

Le travail relatif au déplacement de l'air est négligeable par rapport à celui que nécessite la circulation de l'eau ; de plus l'air en se mélangeant à l'eau a pour but de l'aérer plus ou moins, ce qui est un second avantage.

D'ailleurs l'air entre proportionnellement en plus grande quantité que l'eau ; on voit que par suite le travail total se trouve diminué d'une façon considérable, et l'expérience montrera que l'intensité respiratoire ne faiblit pas, tout au contraire

$$T = nu'\rho\left(\frac{L}{2} + l + \frac{e}{2}\right)$$

mais u', la quantité d'eau qui circule dans la chambre branchiale, n'est qu'une faible fraction de la quantité totale de fluide (eau et air) qui y circule

$$u' = uK$$

K est toujours beaucoup plus petit que 1 et varie.

L'étude des variations de K est d'ailleurs assez complexe, et peut être faite expérimentalement.

Expériences. — On prend un tuyau de flûte ; on immerge un

certain nombre d'orifices, laissant au-dessus de l'eau les autres, et on aspire à la partie supérieure.

1° En maintenant la *flûte verticale*, on constate que, pour une aspiration faible, l'air seul circule, mais que si l'on augmente progressivement la force de l'aspiration il arrive un moment où l'eau se mêle à l'air. A ce moment la force aspiratrice a une valeur f'^{m}. A partir de cette valeur, f' croissant, la proportion d'eau augmente, mais reste toujours inférieure à celle de l'air.

2° On arrive à ces résultats d'autant plus difficilement que la portion émergée est plus considérable ; f'^{m} augmente donc avec e.

3° L'inclinaison de la flûte a aussi son influence ; avec une *flûte inclinée*, en partie émergée, il est beaucoup plus facile d'aspirer de l'eau qu'avec une flûte verticale.

En résumé, il y a avantage à ce que l'air circule en même temps que l'eau, et cela se produit facilement lorsque :

1° Le scaphognathite est fort ;

2° La portion émergée, e, est peu considérable ;

3° L'inclinaison est faible.

Malheureusement c'est précisément lorsque ces trois conditions manquent que l'animal se trouve dans la nécessité de soulager le scaphognathite.

Diminution de nu. — Le travail du scaphognathite diminue enfin lorsque la quantité du fluide respiratoire diminue, mais cette diminution entraîne celle de l'intensité du phénomène respiratoire.

§ 4. — Conclusions des paragraphes qui précèdent (1).

Le travail du scaphognathite se compose de deux parties : une première partie correspond aux *frottements* ; une seconde partie, à l'*élévation de l'eau*.

Le travail qui correspond à l'élévation de l'eau dépend de la longueur de la chambre branchiale, de la densité de l'eau, et de

(1) Ces conclusions permettront au lecteur qu'effrayeraient les quelques calculs que j'ai introduits de les laisser de côté.

la quantité de ce liquide qui circule pendant l'unité de temps.

1° Les *frottements* dépendent de dispositions organiques que j'examinerai plus tard.

2° La *diminution de longueur de la chambre branchiale* peut être obtenue de bien des façons différentes, par l'attitude du Crustacé, oblique ou horizontale, par l'élargissement antérieur de la fente inspiratrice, qui, si petit qu'il soit, entraîne une diminution d'un tiers, par l'ouverture de l'orifice inspirateur antérieur (orifice dit de Milne-Edwards).

Chacun de ces moyens a un avantage, celui de diminuer le travail du scaphognathite, mais aussi des inconvénients : souvent un animal ne peut prendre une attitude horizontale ou même oblique qu'à son préjudice ; l'élargissement antérieur de la fente inspiratrice, qui a un effet limité (diminution d'un tiers), et l'ouverture de l'orifice inspirateur de Milne-Edwards, qui n'a d'effet sensible que pour de faibles ouvertures, ont l'inconvénient de diminuer la circulation de l'eau au niveau des branchies postérieures (qui sont alors dans de mauvaises conditions pour se développer), et par suite l'hématose.

3° L'*émersion* en produisant un mélange d'air et d'eau diminue beaucoup le travail du scaphognathite. Ceci serait fort avantageux pour un scaphognathite faible ou affaibli, et dans le cas de la position verticale de l'animal, mais malheureusement il faut un organe fort pour produire le mélange de l'air et de l'eau, surtout dans la position mentionnée ; de plus le phénomène quand il se produit est limité et n'est réellement utile que pour les seules branchies antérieures.

4° La *diminution de la quantité du fluide respiratoire* entraîne évidemment une diminution notable de l'hématose.

En définitive, que ce soit la longueur de la chambre branchiale qui diminue par suite d'un élargissement antérieur de la fente inspiratrice, que ce soit le débit de l'eau qui diminue, le résultat est à peu près le même pour l'organisme : il y a diminution de travail du scaphognathite, mais aussi diminution de l'hématose ; dans le premier cas, le groupe postérieur des branchies perd de son importance, dans le second, toutes les branchies fonctionnent, mais le renouvellement de l'eau est moins intense.

Dans l'un et l'autre cas, il y a tendance à l'asphyxie. L'anhydride carbonique qui s'accumule dans les tissus quand le scaphognathite faiblit trop joue le rôle de régulateur, excitant, passagèrement du moins, l'organe. Dans ces conditions, le Crustacé a avantage à rechercher des eaux aérées, et même à émerger une partie de son corps.

§ 5. — Critique des expériences de Milne-Edwards et de la méthode des émersions.

Milne-Edwards a entrevu l'importance chez les Brachyures de l'élargissement antérieur de la fente inspiratrice, mais il l'a exagérée ; ses expériences l'ont conduit à une opinion erronée, devenue classique, à savoir que l'eau entre chez les Crabes par un orifice situé en avant de la première patte thoracique.

Milne-Edwards s'est trompé, précisément parce qu'il a employé des *Crabes de grande taille*, *âgés* par conséquent, et *très différenciés*, et qu'il s'est servi de la *méthode des émersions*, méthode qui est dangereuse à employer, surtout avec des scaphognathites faibles.

Je ne m'attarderai pas à faire la critique directe des expériences de Milne-Edwards ; les conditions qu'il indique sont bonnes, mais s'est-il placé dans ces conditions ? C'est peu probable, car ses descriptions laissent beaucoup à désirer ; il nous raconte entre autres une chose qui est bien invraisemblable, à savoir que l'eau ne monte pas *quand l'orifice inspirateur est immergé* et que les pattes-mâchoires sont rapprochées sur la ligne médiane.

J'ai repris ces expériences, mais en me plaçant dans des conditions variées, et on va voir quels résultats différents j'ai obtenus suivant les cas.

Expériences sur de grosses araignées de mer (*Maia squinado* Herbst). — Ces expériences ont été effectuées à St-Vaast-la-Hougue, au commencement d'août 1897, sur des Maïas originaires des côtes de Bretagne et acclimatés dans les parcs aux Huîtres du Rhun. J'ai choisi des exemplaires de grande taille, femelles pour la plupart, quelques-uns mâles.

1° *Émersion progressive d'avant en arrière.* — L'animal étant renversé et plus ou moins incliné, je l'ai plongé dans l'eau, et ensuite

j'ai soulevé progressivement l'avant de la carapace de manière à amener successivement hors de l'eau l'orifice inspirateur de MILNE-EDWARDS et le sillon qui est situé entre les articles basilaires des pattes, très développés ici, et le bord du branchiostégite.

J'ai constaté que dans tous les cas l'eau sortait par l'orifice, mais que petit à petit le débit diminuait, des bulles d'air de plus en plus nombreuses se mêlant à l'eau.

Ainsi *l'orifice d'entrée signalé par* MILNE-EDWARDS *n'est qu'une partie de la véritable porte d'entrée, qui est constituée par toute la fente latéro-postérieure de la carapace.*

Les mouvements des pattes-mâchoires postérieures étaient intermittents ; j'ai maintenu les pattes mâchoires immobiles et rapprochées pendant plus de dix minutes, sans que le courant cessât ou même s'affaiblît. — Ici encore MILNE-EDWARDS a mal observé.

2° *Emersion progressive d'arrière en avant.* — L'animal étant placé comme précédemment, j'ai fait sortir de l'eau en sens inverse les divers points de la fente du branchiostégite.

L'air a apparu dans le courant expirateur avant même que l'orifice inspirateur de MILNE-EDWARDS soit émergé, ce qui confirme la conclusion de l'expérience précédente.

Expériences sur de gros Tourteaux (*Cancer pagurus* LINNÉ). — Ces expériences ont été faites également à St-Vaast, dans le courant d'août 1897.

1° *Émersion progressive d'avant en arrière.* — Comme pour les Maïas. Mais ici, surtout lorsque la carapace est fortement inclinée, l'eau cesse de circuler à peine les orifices inspirateurs de MILNE-EDWARDS sont-ils émergés.

Ceci se rapproche de l'observation de MILNE-EDWARDS, *mais ne prouve rien au point de vue de l'entrée de l'eau, quand l'animal est immergé complètement* (Voir plus haut les expériences relatives à l'émersion).

2° *Émersion progressive d'arrière en avant.* — Le Crabe étant renversé, la carapace était immergée jusqu'à une ligne passant par le bord antérieur de la carapace et par une saillie du bord du branchiostégite située entre les articles basilaires des dernières et avant-dernière pattes ; de cette façon l'extrémité postérieure du bord du branchiostégite était seule hors de l'eau ; or,

précisément en ce point, celui-ci forme au-dessus des articles basilaires des pattes postérieures un *orifice de pénétration bien différencié, et que l'on peut qualifier à très juste titre d'« inspirateur postérieur »*.

En effet, l'animal étant dans la position indiquée, des bulles d'air, nombreuses et volumineuses, sortaient constamment en avant. Lors de l'émersion progressive, ces bulles continuaient à sortir, et le maximum du phénomène semblait atteint lorsque le point compris entre les coxa des pattes 3 et 2 sortait de l'eau.

Expériences sur de gros Portunes laineux (*Portunus puber* LINNÉ). — Ces expériences ont eu lieu à St-Vaast au commencement de septembre 1897, sur des Portunes venant des îles St-Marcouf.

1° *Émersion progressive d'avant en arrière.*

a) *La face sternale du Crabe était tenue verticalement.* — Quand tout le bord du branchiostégite était immergé, l'eau se déversait abondamment en avant; dès que l'orifice d'entrée de MILNE-EDWARDS était émergé, le débit diminuait beaucoup et les bulles d'eau se mêlaient à l'eau.

Ceci prouve que l'eau entre également en arrière de l'orifice d'entrée de MILNE-EDWARDS ; *elle entre en effet ici par un second orifice, situé entre les coxa des pattes 1 et 2.*

Dès que ce second orifice était émergé, l'eau cessait de circuler dans la gouttière expiratrice.

b) *La face sternale du Crabe était tenue le plus horizontalement possible.* — L'eau continuait à circuler même après l'émersion du second orifice.

L'entrée de l'eau se fait donc tout le long de la fente.

La seconde expérience donne des résultats différents de la première. Cela n'est pas fait pour nous étonner, après ce que nous avons lu au sujet des conditions mécaniques de l'émersion.

2° *Emersion progressive d'arrière en avant.* — L'animal était fixé dans sa position habituelle, ou bien sur le dos.

L'air apparaissait en avant en général dès que le 2e orifice (entre 1 et 2) était émergé.

Conclusions des expériences sur les gros Crabes. — MILNE-EDWARDS *a mal observé*, et en particulier s'est fort mal rendu

compte de l'influence de l'écartement des pattes mâchoires ; de plus il *a mal interprété* les résultats de ses expériences.

En effet, si lors de l'émersion progressive d'avant en arrière, l'eau cesse de monter lorsqu'une partie de la fente inspiratrice est émergée (orifice d'entrée de MILNE-EDWARDS pour les *Cancer*, 1er et 2e orifices pour les Portunes, grande partie de la fente pour les Maïas), c'est que *le scaphognathite affaibli de ces formes âgées et différenciées peut faire circuler l'air, et non soulever une colonne d'eau.*

Ce qui le prouve c'est que *chez certains individus qui présentent des mouvements du scaphognathite plus vigoureux l'eau monte en même temps que l'air dans toutes les circonstances.*

Ce qui le prouve encore ce sont les expériences que j'ai faites en inclinant plus ou moins la carapace des *Portunus puber* ; *pour une inclinaison peu prononcée le scaphognathite arrive à soulever l'eau.*

Les expériences d'émersion progressive d'arrière en avant m'ont montré que la pente inspiratrice se différencie en certains points en orifices inspirateurs : orifice en arrière des pattes postérieures chez les *Cancer*, orifice entre les coxa des pattes 2 et 1 et en avant des coxa des pattes 1 chez les Portunes.

Expériences sur des Crabes de tailles diverses. — Ces expériences ont été faites à St-Vaast, en août et septembre 1897.

Le 27 août 1897, j'ai pris des Tourteaux de petite taille provenant du Cavat : j'ai constaté que *chez ces Crabes le scaphognathite était capable de soulever l'eau, de l'orifice inspirateur postérieur jusqu'à l'orifice expirateur, c'est-à-dire de toute la hauteur de la carapace.*

Ceci ne peut s'expliquer qu'en admettant que *le scaphognathite des jeunes est relativement plus vigoureux que le scaphognathite des Crabes âgés et de grande taille.*

Je suis arrivé à la même conclusion, en prenant toute une série de *Carcinus mœnas* PENNANT depuis les plus petits jusqu'aux plus gros. Il faut naturellement prendre des moyennes, car il y a des *différences individuelles et de race extrêmement importantes* (différence de la vigueur du scaphognathite).

Toutes ces expériences confirment les conclusions précédentes, et

montrent bien clairement que MILNE-EDWARDS a eu tort de s'adresser aux Crabes de grande taille.

Elles nous prouvent ce que nous avons admis au début de ce chapître que *la force du scaphognathite varie avec les espèces, avec l'âge, la taille, avec les races (déterminées par les habitats en général), avec les individus eux-mêmes, que plus un Crustacé se différencie dans la série ontogénique ou la série phylogénique plus son scaphognathite faiblit.*

C'est là un *fait biologique capital* pour la compréhension des faits nombreux et variés qui seront rapportés dans le chapitre suivant.

§ 6. — INFLUENCE REGRETTABLE DES ERREURS DE MILNE-EDWARDS.

MILNE-EDWARDS a cru, a tort, que l'eau entrait par le seul orifice antérieur. Son opinion, sans être vérifiée, est devenue classique, et des savants tels que CLAUS, au lieu de vérifier purement et simplement le dire de MILNE-EDWARDS, se sont torturé l'esprit pour expliquer comment l'eau entre en avant et baigne les branchies souvent si développées qui sont en arrière. « *Puisque le courant d'eau dit* CLAUS [D, a, 86], *n'est pas, comme chez le Macroures, dirigé d'arrière en avant dans la chambre branchiale, mais commence en avant derrière l'appareil buccal et à la limite antérieure des branchies, il doit exister des dispositions qui le conduiraient en arrière et en haut.* Cette fonction appartiendrait au 3e épipodite, allongé en fouet, dont la partie basilaire ordinairement munie d'une brosse de poils très serrée, s'étend en avant et au dessus du coxa des pattes préhensiles, puis se recourbe à angle droit pour se prolonger dans le fouet qui se loge entre la dernière arthrobranchie des 3es pattes-mâchoires et la branchie antérieure des pattes préhensiles. Les oscillations de cet épipodite ont *visiblement* pour objet de conduire dans la direction des mouvements du fouet, vers la pointe des pyramides branchiales, c'est-à-dire dorsalement et dans la partie postérieure de la chambre branchiale, le courant d'eau qui est entré entre la base de l'épipodite et l'article coxal de la patte.

» Quant à l'épipodite des pattes-mâchoires 1, qui dépasse notablement en étendue le précédent, il n'est pas resté la lamelle bilobée

plus ou moins triangulaire qu'on rencontre si fréquemment chez les Macroures, mais, par le prolongement de sa partie postérieure, il est devenu un fouet aplati puissant dont les oscillations sur la face dorsale des branchies entretient le courant d'eau dans l'espace supérieur de la chambre branchiale ».

J'ai tenu à citer tout ce paragraphe, je reviendrai plus loin sur le rôle des épipodites, je montrerai que certainement CLAUS n'a pas regardé le mouvement des fouets épipodiaux, et qu'il s'est laissé suggestionner par l'opinion erronée de MILNE-EDWARDS.

Seuls, BELL [B, 53], en Angleterre, et MM. GIARD et BONNIER, en France, ont vu que l'orifice d'entrée signalé par MILNE-EDWARDS n'était qu'une partie, assez insignifiante, de la véritable porte d'entrée. Celle-ci comprend toute la fente latéro-postérieure de la carapace, et MM. GIARD et BONNIER ont insisté sur ce fait dans la note de la page 199 de leurs *Etudes sur les Bopyriens* [D, f, 87]. Ces auteurs rappellent que BELL a parfaitement vu cette disposition.

§ 7. — MÉTHODE DES POUDRES ET DES LIQUIDES COLORÉS.

MM. GIARD et BONNIER sont arrivés à se rendre compte de la fausseté de l'opinion de MILNE-EDWARDS, en employant une autre méthode que celle des émersions, méthode si défectueuse, la méthode des poudres et liquides colorés.

En mettant dans de l'eau carminée un *Portumnus variegatus* LEACH, espèce très commode pour l'étude de la respiration d'après M. GIARD, ce savant a vu le carmin se déposer sur toutes les touffes de poils filtrants, qui bordent les ouvertures respiratoires afférentes, et surtout sur celle qui est située entre la dernière et l'avant dernière patte où se trouve le point d'entrée principal de l'eau.

C'est cette méthode que GARSTANG a reprise dans ses recherches récentes ; c'est celle que j'ai employée le plus souvent ; je me suis servi du *carmin*, de *l'encre de Chine* et aussi du *bleu de méthylène*.

Les expériences suivantes ont été faites en même temps que celles décrites au § 5.

Expériences sur les *Maia*. — La pénétration de l'*encre de Chine* se fait très nettement au niveau des coxa des diverses pattes.

sur le côté, c'est-à-dire ni en arrière de l'article basilaire où fait saillie un fort bourrelet articulaire ni en avant où existe une saillie de l'article basilaire. Une goutte d'encre déposée à quelque distance de l'orifice s'effile pour y pénétrer.

Peu après, l'eau de l'expiration se teinte en noir; si l'on injecte l'encre en arrière, c'est 3 secondes après (chez un individu de grande taille), si on la fait entrer par l'orifice de MILNE-EDWARDS, c'est 2 secondes environ après; ceci prouve que l'opinion de CLAUS est à rejeter; le liquide se rend par le chemin le plus direct et en avant.

Enfin la pénétration de l'encre se fait par l'orifice de MILNE-EDWARDS même quand les pattes-mâchoires sont rapprochées sur la ligne médiane.

Expériences sur les *Cancer* (analogues).

Expériences sur les *Portunus puber*. — Le Crabe étant renversé et immergé, j'ai déposé successivement en différents points du bord du branchiostégite de la poudre de *carmin*.

Au niveau des orifices de MILNE-EDWARD, la pénétration se fait très bien, même quand les pattes-mâchoires sont dans la position du repos; de même au niveau de l'orifice situé entre les coxa des pattes 1 et 2; de même enfin dans les interstices plus postérieurs.

Des poils diversement disposés arrêtent plus ou moins le carmin.

Expériences sur les *Carcinus mænas*. — De la même façon, on peut mettre en évidence chez les *C. mænas* une série d'orifice entre les coxa des pattes successives, et des appareils filtrants.

J'ai pu compléter toutes ces expériences, *en pratiquant des fenêtres dans les parois de la cavité branchiale et de la gouttière expiratrice*.

Pour cela, j'ai employé les précautions suivantes : 1° j'ai limé la carapace suivant 4 lignes qui se coupent, puis j'ai décollé avec soin la partie chitinisée de la membrane sous jacente, et j'ai laissé reposer l'animal ainsi opéré; 2° au bout d'un certain temps, après avoir constaté qu'il n'y avait pas d'hémorrhagies, j'ai sectionné avec précau-

tion le double feuillet qui constitue la paroi de la chambre branchiale y compris le mince revêtement chitineux interne.

Expériences sur les *Maia*. — Pour les Maïas l'opération est un peu délicate, car l'hypoderme se rend dans les diverses saillies de la carapace pierreuse ; celui-ci constitue une double lame, peu sensible à la pression, à la piqûre, mais excessivement sensible à la section ; il a évidemment un rôle sensoriel, un rôle de défense de la cavité branchiale : la lame externe pénètre dans les saillies de la carapace, saillies usées qui se terminent fréquemment par des orifices, la lame interne, particulièrement sensible, a un revêtement chitineux tout hérissé de poils (nettoyeurs, je le montrerai, mais aussi sensoriels). De plus l'hypoderme, richement vascularisé, et qui a probablement un rôle respiratoire, sectionné, peut laisser écouler beaucoup de sang.

En regardant par un fenêtre ainsi pratiquée, on voit que l'encre de Chine qui pénètre par la fente inspiratrice s'écoule en nappe contre les flancs épiméraux, et n'apparaît pas manifestement du côté extérieur des branchies, sauf toutefois si l'on écarte deux d'entre elles ; les branchies forment donc dans leur ensemble une sorte de filtre.

Expériences sur les *Cancer*. — La section rencontre successivement, 1° la carapace ; 2° l'hypoderme (1er feuillet) ; 3° le foie ; 4° l'hypoderme (2e feuillet) ; 5° une mince pellicule de chitine papilleuse.

On aperçoit les branchies accolées aux flancs ; l'épipodite externe se promène lentement et irrégulièrement à leur surface.

1° *Si l'on introduit une matière colorante quelconque par l'orifice postérieur*, une coloration apparaît à la base des branchies et envahit progressivement d'arrière en avant ; le courant intéresse probablement une partie de l'épaisseur des branchies, car on ne voit pas de courants secondaires de pénétration.

En écartant avec soin deux branchies, on voit que la coloration a teinté également les faces internes des branchies. Il y a donc deux courants dirigés en avant, l'un à l'extérieur, l'autre à l'intérieur des branchies, et chacun intéresse une partie de l'épaisseur de ces organes.

2° *Si on introduit du bleu de méthylène par l'orifice d'entrée de* MILNE-EDWARDS, le bleu pénètre entre les bases des branchies *4 b* et *3 c*, puis plus extérieurement devant les branchies antérieures; il ne diffuse guère en arrière ; c'est à peine si, en général, la moitié antérieure de la branche *4 b* se colore (exceptionnellement *4 c*). Pourtant le bleu de méthylène est une substance qui se diffuse facilement.

Tout courant qui naît au niveau du bord du branchiostégite va directement en avant, même quand les épipodites se promènent il ne va jamais en arrière, contrairement à ce qu'a dit CLAUS.

J'ai effectué chez les mêmes *Cancer* des pesées de branchies imbibées d'eau, et j'ai trouvé les chiffres suivants :

En arrière de l'orifice de MILNE-EDWARDS.	$6c' = 2^{gr.}$	$10^{gr.},35$
	$5c' = 3,1$	
	$4c + 4b = 5,25$	
En avant :	$3c + 3b + 3a = 3,7$	$5^{gr.},21$
	$2c = 0,5$	
	$2a = 0,9$	

Le rapport entre le poids des branchies postérieures et celui des branchies antérieures est donc chez les *Cancer*.

$$\frac{2}{1}$$

Le groupe postérieur est plus développé par rapport au groupe antérieur, mais il est vrai qu'il correspond à plus de segments ; en tout cas, il est nécessaire qu'il reçoive de l'eau aérée ; comme il n'en reçoit pas par l'orifice de MILNE-EDWARDS, comme je l'ai montré, il en reçoit par la fente latéro-postérieure, et particulièrement par l'orifice postérieur que j'ai décrit chez les *Cancer*.

§ 8. — Du renversement du courant respiratoire et de ses conséquences.

Cependant, en opérant d'après la méthode précédente sur les Crustacés communs de nos côtes, j'ai constaté que très souvent la matière colorante ressort par le point même où elle vient d'entrer, ou même par un point plus postérieur.

J'ai entrevu ce phénomène tout d'abord chez les Écrevisses (mars 1897), puis chez les *Maia* (août 1898), j'observai de temps à autre, irrégulièrement, des reflux brusques, de courte durée, vers l'extérieur, et cela au niveau de divers orifices; ces reflux ne dépendent nullement du mouvement de l'épipodite.

Mais avec les *Portunus puber* Linné le fait est beaucoup plus net. Lorsqu'on dépose du carmin près de l'orifice de Milne-Edwards, il pénètre petit à petit, mais souvent, 2 à 3 fois par minute, il se fait au-dessus de cet orifice une projection de carmin, qui ressemble un peu à une gerbe de feu d'artifice, et qui ne dure guère qu'une ou deux secondes.

Ces expériences ont été exécutées pour la première fois à St-Vaast le 4 septembre 1897; je venais de constater le *renversement du courant respiratoire* chez les Carcins, reconnu qu'il était dû à un renversement dans le sens du mouvement ondulatoire du scaphognathite, et vu qu'il entrainait la pénétration de l'air dans l'eau immobile de la chambre branchiale, qui se trouvait ainsi aérée.

C'est alors que je rapprochais ces faits d'un autre signalé un peu auparavant par Garstang [D, a, 96], le renversement de la circulation de l'eau pendant la nuit chez les *Corystes*, Crabes qui s'enfouissent sur les côtes d'Angleterre. Le phénomène n'était donc pas exceptionnel, comme le prétendait, en mars 1897, Garstang, alors qu'il venait de signaler un second cas de renversement, chez un autre Crabe fouisseur, le *Portunnus nasutus* Latr. [D, a, 97]. Celui-ci est un Crabe étrange, avec une avancée frontale développée : Garstang trouva entre la forme et la fonction une corrélation évidente (!), et il était si convaincu qu'il *démontra* qu'il ne pouvait y avoir renversement chez les *Carcinus mænas*

Pennant (1). Pourtant ces Crabes présentent le phénomène au plus haut point ; il en est de même chez les Grapses, qui ont le front linéaire et non avançant.

Le phénomène du renversement, comme je l'ai montré depuis longtemps [D, a, 97], *est un phénomène absolument général, et qui a des conséquences biologiques importantes.* Dans le chapitre suivant, je ferai voir *ses modalités infinies et les circonstances variées qui déterminent son apparition.*

Pour le moment, je vais indiquer l'*importance du renversement au point de vue mécanique.*

La fatigue du scaphognathite diminue avec un débit d'eau moindre, c'est-à-dire quand le nombre des battements par minute ou leur amplitude devient moindre. Il arrive souvent au scaphognathite de s'arrêter. Il lui arrive de renverser le sens de son mouvement ; à ce moment la valeur du débit de positive devient négative. Le scaphognathite, au lieu de soulever de l'eau, en abaisse. La partie du travail qui correspond au déplacement de l'eau prend également une valeur négative, c'est-à-dire se retranche du (au lieu de s'ajouter au) travail dû aux frottements, et l'on a

$$T = F - nu\varphi \left(\frac{L}{2} + l\right) \sin \omega$$

On voit que dans ce cas, les conditions qui étaient désavantageuses précédemment deviennent avantageuses, et inversement. Il y a avantage pour le Crustacé dont le scaphognathite fonctionne en sens inverse :

1° A avoir une chambre branchiale longue (et par suite étroite) ;

2° A tenir celle-ci le plus verticalement possible ;

3° A augmenter le débit.

Or, chez les Crabes qui présentent le renversement la carapace est souvent restée étroite (*Corystes*, Portunidés primitifs, Carcins),

(1) « Since I have found no indications of a reversal of the respiratory currents in the latter species (*C. mænas*), I am inclined to believe that the retention of this larval fœture in *Port. nasutus* is to be correlated with the reversal of the currents, wich occurs as I have shown above, in this type ; while its eventual loss in *C. mænas* is to be indirectly attribued to the lack of any further use for it after the larval stages » [D, a, 97].

l'attitude habituelle est voisine de la verticale (attitude fréquente des animaux fouisseurs et des animaux aériens).

Le débit peut augmenter, sans que de ce fait le travail augmente. Le renversement est donc très avantageux.

Les périodes de renversement tout en permettant un débit considérable (n est manifestement plus grand et u plus accentué), *sont des périodes de repos relatif.*

Le renversement se rencontre en effet chez les Crabes qui se fatiguent, et il est souvent déterminé par la fatigue elle-même; une fois le renversement produit l'organe est soulagé, et on ne doit pas être étonné que dans ces conditions il puisse fonctionner plus vite et avec plus d'énergie.

De plus le renversement est un *procédé particulier d'aération de l'eau*; aérer constamment une masse d'eau immobile, c'est là encore, vu la suppression de la plupart des frottements, ce qu'il y a de plus avantageux.

CHAPITRE V

Étude physiologique du scaphognathite.

§ 1. — Différents modes d'excitation.

L'étude physiologique du scaphognathite est d'une grande difficulté. Le scaphognathite est un organe caché ; il n'est visible directement que chez les formes à carapace transparente, comme les Palémons ; il bat avec une rapidité très grande : il y a jusqu'à 200 battements à la minute ; un *rien* modifie le nombre, l'amplitude et le sens de ses mouvements.

Il est l'*aboutissant d'une multitude de réflexes* à point de départ périphérique. Cela ne doit pas nous étonner chez un Arthropode, où la sensibilité des téguments, surtout dans les régions hérissées de saillies chitineuses (crochets, poils, etc.), est extrême, où toute excitation périphérique retentit d'une façon considérable sur le mécanisme des organes essentiels de la vie.

L'exemple du cœur est particulièrement frappant. de Varigny [D, d, 87], puis Jolyet et Viallanes ont montré que sous l'influence d'excitations portées sur les téguments on pouvait provoquer, tantôt des accélérations, tantôt des arrêts du cœur.

« Il est très facile, disent Jolyet et Viallanes [D, d, 93], de produire par voie réflexe des arrêts même très prolongés du cœur en excitant vivement un point quelconque du tégument par des moyens mécaniques, thermiques ou chimiques. Parmi ces moyens, ceux qui réussissent le mieux sont *le pincement avec un fer chaud*, *la section* ou *l'écrasement d'un membre*, *l'application d'un acide énergique*. Toutefois chez les animaux conservés en aquarium et peu vigoureux, surtout en hiver, les réflexes d'arrêt sont quelquefois difficiles ou impossibles à provoquer, mais chez des animaux en bon état ils ne manquent jamais. Ce réflexe d'arrêt est un phénomène que nous avons produit plusieurs centaines de fois, que nous avons observé chaque jour à toute époque de l'année, et nous nous

étonnons qu'il ait échappé à tant d'observateurs, car *on ne peut pour ainsi dire toucher un Crabe sans le déterminer.*

» Le moyen qui nous a servi le plus souvent, quand au cours d'une expérience nous voulions produire successivement plusieurs arrêts, est celui qui consiste à *saisir une patte, l'œil ou la mâchoire avec une pince chauffée.* De la sorte, si c'est une patte qu'on excite, on détermine souvent l'autotomie : mais *cela n'a pas d'importance* au point de vue qui nous occupe aujourd'hui. Même chez un animal affaibli, alors que l'excitation des pattes reste infructueuse, la brûlure ou le pincement d'une branchie détermine presque toujours un arrêt. L'introduction dans la bouche, l'œsophage ou l'estomac d'un corps étranger, le manche d'un pinceau par exemple, produit un effet plus marqué encore.

» La durée de l'arrêt est sensiblement variable.... de quelques secondes à une ou plusieurs minutes ; c'est par l'application d'un acide sur le tégument ou par l'introduction d'un corps étranger dans la bouche qu'on provoque les arrêts les plus prolongés.

» Nous venons de voir que des excitations portées sur les téguments provoquaient des arrêts du cœur, de même allons nous montrer qu'une accélération du cœur peut être déterminée par des moyens analogues. *Tandis que des excitations violentes déterminent l'arrêt, ce sont au contraire des excitations faibles et prolongées qui provoquent l'accélération cardiaque.* C'est ainsi qu'on voit se produire une accélération du rythme du cœur, lorsque l'on vient à mettre à nu le derme sur une certaine étendue, en soulevant un lambeau de la carapace préalablement circonscrit par quatre traits de scie. On peut également obtenir un effet identique en excitant par un courant faradique faible la muqueuse stomacale ou en touchant le labre avec un pinceau imbibé d'acide picrique. Ajoutons que l'accélération cardiaque par excitation des téguments est plus difficile à produire que l'arrêt, qui, lui, peut être provoqué avec certitude ».

J'ai tenu à citer tout au long ce passage, pour montrer combien les physiologistes ont été préoccupé jusqu'ici d'étudier l'action des pinces, du fer rouge, des poisons tels que la digitaline et la strychnine, sur les animaux, alors qu'il eût été si intéressant de rechercher l'effet des excitations délicates auxquelles l'animal peut être exposé dans la nature.

J'ai constaté, au cours de mes recherches, que, *dans la nature, il existe une foule d'excitants mécaniques et chimiques, excessivement peu intenses, mais capables de déterminer des modifications notables dans les mouvements du scaphognathite* : arrêts, accélérations, renversements, etc.

§ 2. — Procédés que l'on peut employer pour l'étude physiologiques du scaphognathite, et leurs défauts.

Ces procédés peuvent se ranger dans les quatre catégories suivantes :

1° Examen direct, en plaçant les animaux à carapace transparente dans des tubes de verre de diamètres assortis ;

2° Examen, après avoir pratiqué une fenêtre dans le bord ptérygostomien, au niveau de l'organe ;

3° Observation des courants respiratoires produits par le scaphognathite, au moyen, ou de poudres, ou de liquides colorés, ou bien d'une émersion déterminant le mélange de bulles d'air à l'eau.

Tous ces procédés sont défectueux.

Dans tous les cas, la contention de l'animal détermine des attouchements qui ont naturellement leur retentissement sur le scaphognathite.

1er Procédé. — J'ai employé le premier procédé avec les Palémonidés ; mais l'observation du scaphognathite ne peut être aisée qui si l'animal a un diamètre légèrement inférieur à celui du tube ; et alors il y a un double inconvénient : le Crustacé, gêné, se heurte constamment à la paroi du tube ; l'eau s'échauffe et se charge assez rapidement d'acide carbonique.

Avec les très petites espèces de Palémonidés, les larves, la *Caridina*, il est possible de placer les sujets à observer dans un verre de montre contenant de l'eau de mer sous l'objectif faible d'un microscope ; l'animal peut alors se trouver dans les mêmes conditions que dans la nature (flaques d'eau, etc.)

2e Procédé. — Pour effectuer les sections, j'ai observé les précautions indiquées plus haut (p. 88) pour celles du branchiostégite. Il

importe de laisser l'animal se reposer longtemps avant de l'observer à nouveau et de le rejeter comme sujet d'expérience s'il semble mal à l'aise.

3e Procédé. — L'emploi de poudres et de liquides colorés peut s'effectuer de deux façons.

1° On peut placer l'animal dans de l'eau de mer chargée uniformément, soit de carmin, soit d'encre de Chine ; un examen attentif permet de suivre la marche des grains rouges ou des flocons noirs.

2° On peut déposer en un point de la fente inspiratrice ou au-devant de l'orifice expirateur un petit amas de carmin, ou bien laisser tomber dans le voisinage de l'entrée ou de la sortie de l'eau, avec une pipette, une goutte d'eau carminée ou d'encre de Chine ; le dépôt peut-être momentané ou répété ; le sens et l'intensité de la pénétration ou du rejet peuvent donner des indications précieuses sur le fonctionnement du scaphognathite.

Ici encore les inconvénients sautent aux yeux : les poudres exercent des actions mécaniques sur les poils qui garnissent les orifices d'entrée et de sortie de l'eau, et aussi sur ceux des épipodites et des branchies ; or, je le montrerai, le scaphognathite est très sensible à ces sortes d'attouchements ; j'ai beaucoup insisté dans la suite sur ces faits, qui rappellent ce qui se passe dans la nature et qui sont par conséquent beaucoup plus intéressants que les réflexes brutaux mentionnés plus haut.

Les encres peuvent donner lieu également à des excitations chimiques faibles.

Ce qui vient d'être dit des poudres et des encres peut s'appliquer à l'air que l'on peut introduire dans le courant respiratoire par le moyen des émersions, et qui agit mécaniquement et chimiquement sur la surface si sensible des organes respiratoires.

Tous ces procédés sont défectueux, c'est entendu. Mais ce sont les seuls, je crois, que l'on puisse employer (laissant de côté naturellement la méthode des enregistrements dont les défauts l'emportent de beaucoup sur les avantages). Il est vrai, il y a l'*observation directe dans la nature*, mais celle-ci n'est pas toujours applicable. J'ai déjà indiqué qu'on pouvait observer les larves transparentes dans des verres de montre, où l'agitation de l'eau est un peu

comparable à celle des couches superficielles; c'est ainsi que j'ai observé les Mégalopes, que l'on trouve abondamment en août sur les brindilles flottantes. Chez certaines formes de Crustacés (Thalassinidés, Pagures) le bord ptérygostomien est échancré naturellement et recouvre incomplètement le scaphognathite. Dans la nature il y a nombre de bêtes fouisseuses et de bêtes mi-aériennes, mi-aquatiques : du sable, de la vase, de l'air circulent plus ou moins à travers la chambre branchiale de beaucoup de Crustacés Décapodes et peuvent remplacer le carmin, l'encre, l'air de nos expériences précédentes.

Pour le choix du procédé que j'avais à employer, j'ai eu toujours présent à la mémoire les observations que j'ai consignées précédemment; le procédé le meilleur, après celui de l'observation directe dans la nature, est celui qui correspond le mieux aux conditions de vie de l'animal en expérience. J'ai employé des poudres chez les animaux fouisseurs *(Callianassa, Atelecyclus)*, dont les organes respiratoires ont déjà subi les attouchements multiples d'une infinité de particules solides; j'ai employé l'émersion avec les Crabes qui respirent l'air en nature *(Carcinus)*.

La conséquence de toutes mes recherches est que :

1° Les *mouvements du scaphognathite sont fonction des agents mécaniques, physiques, chimiques, externes, et par suite de l'habitat, qui est une somme d'agents mécaniques, physiques et chimiques*;

2° *Secondairement ils sont fonction du mécanisme et du chimisme interne de l'organisme* (influence de l'*activité* et de la *sédentarité*, de la *fatigue*, des *mues*, etc.).

Je vais passer en revue, groupe par groupe, les résultats de mes expériences.

§ 3. — De l'allure du scaphognathite chez les *Eucyphota*.

L'étude physiologique du scaphognathite est très difficile chez les *Eucyphota* : si ces animaux sont transparents ou translucides, ils sont en général de petite taille (les espèces de nos pays du moins), et le scaphognathite, lamelle transparente, bat souvent avec une rapidité telle que l'œil ne distingue plus ses mouvements.

Seuls les Palémons se prêtent assez bien à l'observation. C'est par eux que je commencerai.

Expériences sur les Palémons de nos côtes. — *Méthode employée pour l'étude du scaphognathite. Palémons de la Manche et de l'Océan. Palémons de la Méditerranée. — Conclusions.* — Pour observer le scaphognathite, j'ai employé une eau très légèrement carminée (carmin finement pulvérisé) et j'ai toujours placé l'animal dans un tube de verre à Annélide, beaucoup plus long que lui, — de manière à avoir une masse d'eau relativement considérable, — mais d'un diamètre permettant juste les mouvements des appendices abdominaux et thoraciques, car plus le tube est étroit plus l'observation à la loupe du scaphognathite et du bord du branchiostégite est facile.

Dans ces conditions, on voit de chaque côté un jet de carmin s'élever à l'avant des pattes-mâchoires, et, le long des flancs de l'animal, des particules colorées gagner le bord latéro-postérieur du branchiostégite, et pénétrer dans la chambre branchiale ; une série de courants remontent sous la carapace entre les diverses branchies, pour ensuite s'incliner et se réunir en avant ; assez rapidement les sillons interbranchiaux se colorent d'une façon nette.

Tous les 25 à 35 secondes, chez des *Palæmon serratus* Pennant de grande taille provenant des roches profondes de St-Vaast (27 août 1897), on voit des flots de carmin sortir de l'intervalle des pattes, et en une ou deux secondes toute la cavité branchiale est nettoyée, comme par une espèce de *chasse d'eau d'avant en arrière*. Les pattes ambulatoires, y compris celles dites nettoyeuses, restent fixes ; mais après, les palettes abdominales salies à leur tour s'agitent et secouent la poussière colorante qui les couvre.

Les chasses d'eau se produisent en réalité, et *sont dues à un renversement dans le sens du fonctionnement du scaphognathite.* En effet :

1° *Elles ne sont pas dues aux pattes nettoyeuses*, en général immobiles et qu'on peut maintenir avec un fil ou même sectionner, sans que d'ailleurs on constate aucun changement appréciable dans les mouvements du scaphognathite ;

2° *Elles ne sont pas dues aux palettes abdominales*, qui entrent en fonctionnement après, et que l'on peut immobiliser en prenant un tube suffisamment étroit ; cette opération ne supprime pas les renversements ; il semble cependant qu'après ceux-ci se font plus mollement ;

3° *Elles ne sont pas dues à des mouvements de la carapace*, car si on enlève avec des ciseaux le branchiostégite, sauf toutefois l'étroite languette qui recouvre le scaphognathite, et si on dépose en arrière de cet organe un petit amas de carmin, on voit de temps en temps la matière colorante projetée en arrière ; toutes conditions égales d'ailleurs les renversements subsistent presque en même nombre ; dans une expérience, avant la section j'en comptais un tous les 36 à 48 secondes, et après, davantage, un tous les 48 à 54 secondes (*Pal. serratus* Pennant, St-Vaast, 25 septembre 1897).

Exp. sur les Palémons de la Manche et de l'Océan.— Exp. *Palæmon serratus* Pennant, de grande taille (7cm). Roches profondes de Tatihou. 7 septembre 1897. Durée : 10m. Tube = 20cm × 2cm. T. = 17°.

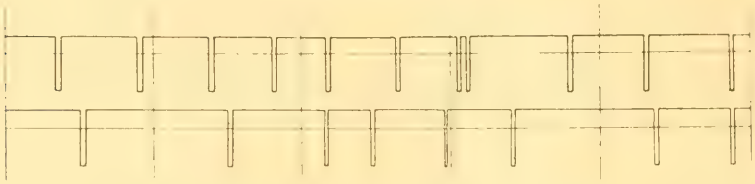


Fig. 2. — *Palæmon serratus* Pennant. Schéma de la circulation de l'eau dans la chambre branchiale (1).

Exp. *Palæmon squilla* L., d'assez petite taille (3cm). Mare saumâtre du déversoir de Tatihou. 7 septembre 1897. Durée : 10m. Tube proportionné. T. = 18°. Eau saumâtre.

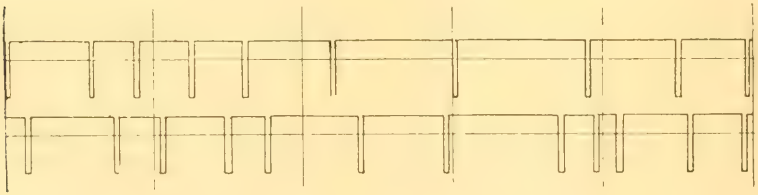


Fig. 3. — *Palæmon squilla* Linné.

(1) Dans ce schéma, ainsi que dans tous les graphiques contenus dans le présent chapitre, les traits verticaux équidistants marquent les minutes successives (en général 1 minute = 2 centimètres), la ligne horizontale continue correspond à l'arrêt de la circulation de l'eau, les traits horizontaux du tracé situés au-dessus de cette ligne représentent les périodes pendant lesquelles le courant est direct, ceux situés au-dessous de la même ligne les périodes pendant lesquelles le courant est inverse ; les changements de sens sont donc marqués par les traits verticaux du tracé.

Les résultats obtenus avec l'une et l'autre espèce, et malgré les habitats si différents, ne sont pas très dissemblables.

D'ailleurs dans les *nombreuses expériences* que j'ai faites sur les Palémons, je n'ai pas observé des variations bien considérables et j'ai trouvé de un à quatre renversements par minute, *le plus souvent* deux. Dans la plupart des cas, les chasses d'eau se produisaient simultanément des deux côtés (Arcachon, octobre 1898).

Exp. sur les Palémons de la Méditerranée.— La comparaison que j'ai pu faire à Marseille entre les *Palæmon treillianus* Risso, formes tout à fait littorales (qui vivent sous les pierres du rivage, et dans les débris de *Posidonia* jetés à la côte), et les *Palæmon xiphias* Risso, provenant des prairies profondes (15 à 20^{m}), a été plus intéressante.

Exp. *Palæmon treillianus* Risso, 6^{cm}. Calangues de la côte. 26 septembre 1899. Durée : 10m. Tube = 12^{cm} × 1^{cm},5. Eau aérée.

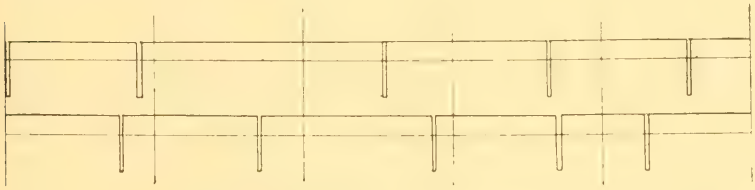


Fig. 4. — *Palæmon treillianus* Risso.

Exp. *Palæmon xiphias* Risso, même taille. Prairies à 15^{m} en avant du château d'If. Même jour et mêmes conditions. Durée : 15m.

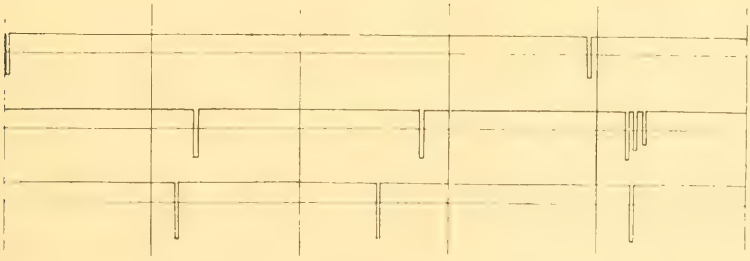


Fig. 5. — *Palæmon xiphias* Risso.

Exp. *Palæmon xiphias* Risso, porteur d'œufs. Mêmes conditions.

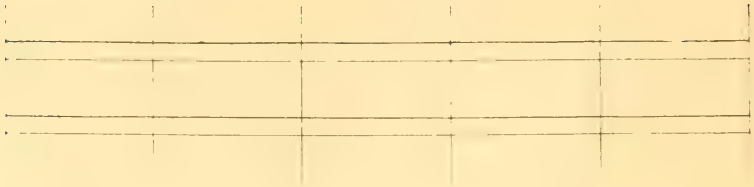


Fig. 6. — *Palæmon xiphias* Risso, porteur d'œufs.

Dans toutes ces expériences, les conditions étaient rigoureusement les mêmes : animaux de même taille, même eau, même température, etc. Tous les *P. treillianus* Risso que j'ai examinés ont présenté en moyenne un renversement par minute, dans une eau très aérée ; les *P. xiphias* Risso, au contraire, en ont présenté peu. Il y a là une différence qui est évidemment en rapport avec l'habitat ; les *P. xiphias* Risso vivent dans les herbes profondes, dans des eaux qui, tant au point de vue mécanique qu'au point de vue chimique, subissent peu de variations, tandis que les *P. treillianus* Risso, *beaucoup plus actifs*, habitent des eaux qui subissent fréquemment des altérations de la pureté (sable, eau douce, etc.).

Le premier graphique relatif aux *P. xiphias* Risso (Voir fig. 5), est d'ailleurs curieux ; l'expérience a duré 15m, les cinq premières, il n'y a eu que deux ébauches de renversements, les cinq suivantes, les renversements ont été plus nombreux (trois) et plus intenses (le dernier s'est fait par une série de reprises), enfin les cinq dernières, il y a eu trois chasses d'eau comparables à celles des espèces littorales étudiées.

Il faut évidemment voir là un effet de l'asphyxie progressive, car CO^2 augmente toujours le nombre et l'intensité des périodes de renversement.

J'ai pu produire une asphyxie beaucoup plus rapide chez un *P. treillianus* Risso, en le plaçant dans un tube étroit et court, ne contenant par conséquent qu'un volume d'eau restreint. J'ai constaté que les *chasses en arrière se rapprochaient de plus en plus*, et qu'à la fin, à la suite de la surexcitation trop prolongée due à CO^2, les mouvements du scaphognathite devenaient fort irréguliers et subissaient *des arrêts*.

Arrêts et *renversements* vont souvent ensemble ; ils sont ici l'expression d'un état maladif.

Exp. *Palæmon treillianus* Risso, 6cmc. Même origine que précédemment. 20 septembre 1899. Durée : 10 m. Tube court et étroit. Eau aérée au début.

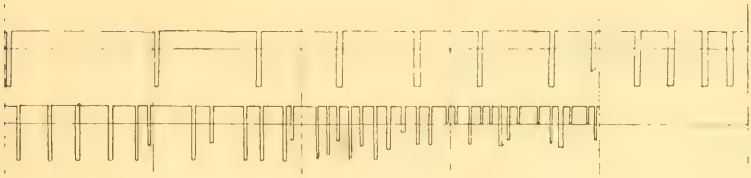


Fig. 7. — *Palæmon treillianus* Risso, asphyxié progressivement.

Expériences sur les *Virbius*.— Les *Virbius* se rapprochent beaucoup par leur genre de vie des Palémons, en particulier les *Virbius varians* Leach, qui se trouvent abondamment parmi les diverses Algues (vertes, brunes et rouges) du littoral.

Si les renversements sont faciles à constater chez ces Crustacés (je les ai vus à St-Vaast dès septembre 1897), il est difficile d'en noter exactement la succession, car les mouvements généraux du corps et ceux des appendices, chez des animaux si petits, interrompent souvent les observations. Je suis arrivé cependant à un résultat à Wimereux.

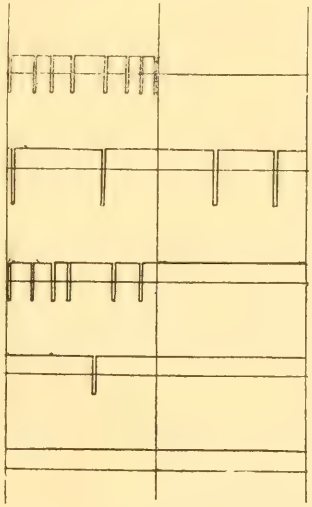


Fig. 8 à 12. — *Virbius varians* Leach, de diverses teintes, porteurs d'œufs ou non (1 minute = longueur totale d'une ligne). La 3e exp. n'a duré qu'une demi minute, comme la 1re.

Exp. *Virbius varians* Leach. Flaques d'eau à marée basse autour de la Tour de Croy. 27 août 1899. Petits tubes.

Eau aérée. Durée de chaque observation : *une minute seulement.*

(Le graphique est donc à une autre échelle que les autres).

Les trois premiers tracés se rapportent à des femelles porteuses d'œufs, l'une verte (fig. 8), l'autre brune (fig. 9), la dernière hyaline (fig. 10). Les deux autres (fig. 11 et 12) à des individus ordinaires, l'un vert, l'autre brun.

Chez les porteuses d'œufs, surtout les vertes, on observe des mouvements incessants du bord du branchiostégite, qui est souvent *écarté* sous l'influence de renversements répétés, mais faibles.

Chez les autres individus, les renversements sont manifestement plus rares, mais ils sont plus intenses.

Des battements abdominaux et les mouvements généraux du corps accompagnent plus ou moins ces renversements.

Les *Virbius*, surtout les formes vertes *excessivement actives*, présentent donc, à un plus haut degré encore que les Palémons, la faculté de renverser *souvent* le sens du courant respiratoire.

(Ces expériences doivent d'ailleurs être considérées comme approximatives et seraient à reprendre).

Expériences sur d'autres *Eucyphota*. — *Athanas nitescens* Leach. — *Alpheus Edwardsi* Audouin. — *Nika edulis* Risso. — *Crangon vulgaris* L. — Les autres *Eucyphota* que j'ai examinés, soit qu'ils appartiennent au groupe primitif des Alphéidés *(Athanas* et *Alpheus)*, soit qu'ils se rangent parmi des formes plus spécialisées *(Nika, Crangon)*, sont des espèces *moins actives que les précédentes.*

Les *Athanas nitescens* Leach, qui vivent dans la boue, sous les pierres, à St-Vaast et à Wimereux, ont un scaphognathite qui bat avec une rapidité très grande (comme chez la plupart des *Eucyphota*), mais variable (jusqu'à 200 battements et plus par minute), et assez irrégulièrement, même dans l'eau absolument pure ; dans de l'eau carminée, on entrevoit des chasses en arrière et même aussi en avant : deux à trois chasses en arrière chez les individus de la Hougue (15 septembre 1897) et une chasse en arrière chez ceux de Wimereux (29 août 1899) ; mais ces différences n'ont pas grande importance, on peut les attribuer peut-être à l'inégalité de pureté de l'eau.

Les *Alpheus Edwardsi* Audouin des racines de *Posidonia* de la rade de Toulon ont présenté des renversements très rares, bien que vivant dans un milieu plutôt vaseux.

Exp. Tamaris. 9 septembre 1899.

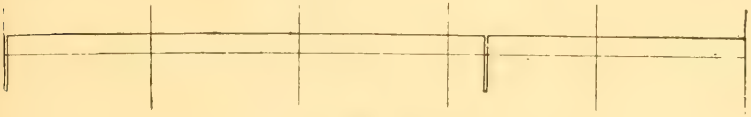


Fig. 13. — *Alpheus Edwardsi* Audouin.

On voit qu'il n'y a *qu'un renversement toutes les trois minutes environ.*

Et pourtant les *Nika edulis* Risso, de la même localité et du même habitat, placés dans les mêmes conditions (9 septembre 1899), ont présenté deux à quatre renversements par minute (Voir fig. 14), il est vrai que l'eau était assez fortement carminée, surtout dans le cas de quatre renversements (carmin non encore déposé).

Les renversements étaient accompagnés d'ailleurs de mouvements généraux assez *accentués*, ce qu'on n'observe plus chez les formes réellement sédentaires comme les Alphées.

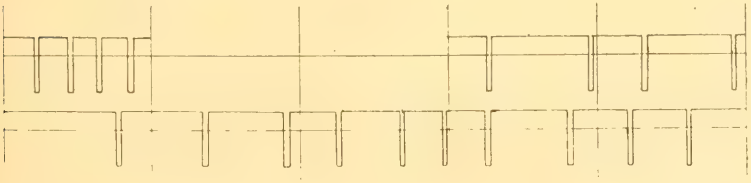


Fig. 14-15. — *Nika edulis* Risso.

Les *Nika edulis* Risso de St-Vaast se sont comportés sensiblement comme ceux de Tamaris.

Exp. *Nika edulis* Risso, ♀, 5cm. Vase des Zostères des Anes. 9 août 1898. Tube = 12cm × 1. Durée : 10m.

(Voir fig. 15).

Si les *N. edulis* Risso sont des formes sédentaires et fouisseuses par moments, à d'autres ils sont actifs et émigrent, semble-t-il.

Les *Crangon* eux paraissent plus sédentaires.

Exp. *Crangon vulgaris* L., 6cm, ♀ œufs. Sables de Tatihou. 24 septembre 1897. Durée : 5 m. Tube = 12 × 1. Eau pure.

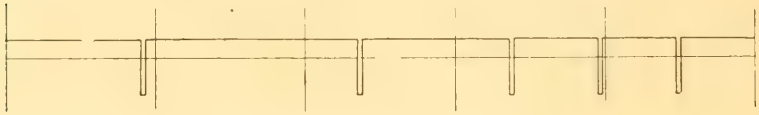


Fig. 16. — *Crangon vulgaris* Linné.

Chaque renversement, il y en a un seulement par minute, est suivi des mouvements des pattes nettoyeuses.

Conclusions.— 1° Les *Eucyphota* présentent tous des *chasses d'eau en arrière* qui sont dues aux *renversements des mouvements du scaphognathite* (et non à la carapace, dont les bords sont immobiles ou s'écartent passivement) et qui ont un *rôle nettoyeur*.

Les appendices abdominaux et quelquefois les pattes nettoyeuses fonctionnent ensuite.

2° Tandis que chez les formes nageuses (Palémons et *Virbius* de la zone littorale) les renversements sont très fréquents, 2, 4, et jusqu'à 16, chez les formes moins actives, — marcheuses (Palémons des fonds), — fouisseuses (Crangons), — sédentaires (Alphées), — les chasses d'eau sont plus rares, o, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, — 1, — $\frac{1}{3}$. Les *Nika* qui ontdes périodes d'activité se comportent plutôt comme des Palémons.

3° Chez une même espèce, l'activité *semble* avoir son influence (ex. des *Virbius* verts), et par l'asphyxie progressive on arrive aussi à multiplier le nombre des renversements (*Palæmon treillianus* Risso et *Palæmon xiphias* Risso).

Les tracés des *Palæmon treillianus* Risso asphyxiés finissent par ressembler à ceux des *Virbius* verts en activité.

4° L'influence des œufs sera interprétée dans un chapitre spécial (œufs et parasites, 3e p., ch. I).

§ 4. — Mouvements combinés du scaphognathite et de la carapace chez les Macroures marcheurs. — Homaridés. — Thalassinidés. — Galathéidés. — Palinuridés.

A) Homaridés.

1. Observations et expériences sur les Homards.— Elles ont porté successivement sur des Homards de moyenne taille et sur des Homards de petite taille.

Exp. *Homarus vulgaris* M.-Edw., de moyenne taille. Roches profondes de St-Vaast. 10-11 septembre 1897. Cristallisoir. Eau pure.

Pour observer le scaphognathite, j'ai employé successivement l'*observation directe*, le *carmin*, et l'*émersion*.

a) *Observation directe*, après avoir cependant abattu l'angle antéro-inférieur du branchiostégite.

Le scaphognathite se meut à raison de 150-160 *battements réguliers* à la minute, et, dans l'espace de 5 minutes, il ne présente que deux changements d'allure, peu manifestes d'ailleurs.

b) *Carmin*, déposé dans l'intervalle des coxa des pattes thoraciques.

Il sort constamment en avant, mais, de temps en temps, il se produit, le long du bord du branchiostégite, de *légères chasses d'eau*, — environ toutes les 80 à 100 secondes ; ces chasses, de très courte durée (1-2 s.) et peu intenses, sont évidemment insuffisantes pour le nettoyage de la chambre branchiale.

c) *Emersion*. La portion expiratrice du bord du branchiostégite étant émergée (animal renversé et disposé horizontalement), de temps en temps, on voit des bulles d'air apparaître à la base des pattes (entre les deuxième et troisième coxa de préférence), sans que pour cela le courant paraisse interrompu.

L'émersion postérieure n'a rien donné d'intéressant.

Exp. *Homarus vulgaris* M.-Edw., de très petite taille. Rochers de St-Vaast. 15 septembre 1897. Cristallisoir. Eau pure légèrement carminée. Durée : 10 m.

L'animal était renversé comme précédemment, et j'avais disposé un peu de carmin entre les coxa des pattes 2 et 3, et 3 et 4.

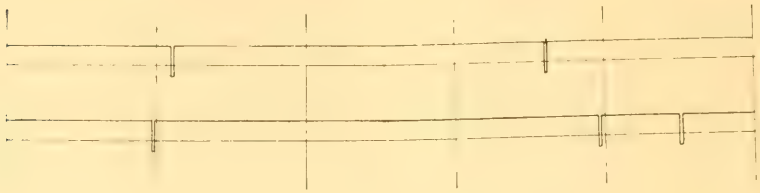


Fig. 17. — *Homarus vulgaris* M.-Edw.

Les *chasses*, *assez rares*, surtout quand l'excitation du carmin diminue, sont *plus accentuées que chez les Homards de grande taille.*

En résumé, chez les Homards :

1° Les mouvements du scaphognathite sont *réguliers* et *assez rapides* (160 environ) ;

2° Il se produit des *chasses d'eau en arrière*, *faibles*, *espacées*, *de courte durée* ;

3° Quand elles ont lieu on devine plutôt qu'on n'observe une modification dans les mouvements du scaphognathite ; si on cherche à mettre cette modification en évidence au moyen de l'émersion de la partie antérieure du bord du branchiostégite, on est sujet à erreur, car l'expérience dans ces conditions est fort délicate ; avec le carmin, la démonstration n'est pas meilleure.

En effet, quand on dépose du carmin le long du bord du branchiostégite, on constate que, à l'instant où se produit une chasse en arrière, ce bord se rapproche des coxa des pattes ; il pourrait donc se faire que les chasses d'eau soient dues à un mouvement de la carapace par rapport aux flancs épiméraux.

L'expérience suivante va trancher la question.

Exp. Sur le petit Homard précédent, auquel on a sectionné, la veille, la partie antérieure d'un branchiostégite, et qui a perdu beaucoup de sa vigueur. 16 septembre 1897. Cristallisoir. Eau pure.

Par suite de la faiblesse générale de l'animal, le scaphognathite

bat moins vite, quoique régulièrement, et on peut constater facilement, par l'examen direct, ses changements d'allure.

Par des *attouchements* répétés dans la région de la fente inspiratrice, on remarque que *la base des épipodites est* en particulier *le point de départ de réflexes importants.* Avec l'extrémité d'une aiguille, on peut provoquer ainsi des chasses en arrière; on constate alors: 1° que le scaphognathite change d'allure; 2° que, souvent, le bord du branchiostégite se rapproche des coxa; 3° que, presque toujours, les pattes abdominales se mettent à osciller.

Une excitation limitée à la base des épipodites est donc le point de départ de réflexes associés. Mais le réflexe qui paraît le plus constant est celui qui a pour aboutissant le scaphognathite.

Dans d'autres expériences, j'ai fait tenir par un aide le scaphognathite, et j'ai porté l'excitation comme précédemment; je n'ai pu obtenir ainsi de chasses de carmin, bien que le bord de la carapace subissait de légères oscillations.

Il résulte de ces expériences que *les mouvements de la carapace existent réellement* et *ne font que renforcer les chasses affaiblies produites par le scaphognathite,* contribuant à chasser l'eau en arrière, et diminuant la fente de sortie.

2. Observations et expériences sur les Écrevisses. — Résultats analogues, *moins nets*, comme cela arrive en général chez les Crustacés d'eau douce (Voir plus loin).

3. Observations et expériences sur les *Nephrops*. — Avec des *Nephrops* des profondeurs sableuses d'Arcachon (23 septembre 1898), j'ai obtenu des résultats analogues, mais j'ai constaté que *la fente inspiratrice est excessivement sensible aux attouchements* des grains de carmin; il se produit aussi des *chasses d'eau très faibles, toutes les 12 à 20 secondes.* Ces animaux ont acquis, comme beaucoup d'habitants des sables et des profondeurs, une grande sensibilité tactile (Comparer avec les pattes nettoyeuses).

B) Thalassinidés.— Cette sensibilité des bords de la fente du branchiostégite, qui occasionne le rétrécissement de celle-ci, ne doit pas surprendre chez des Crustacés marcheurs tels que le Homard et le *Nephrops*, qui sont menacés constamment de l'ensa-

blement de la chambre branchiale. On doit la considérer comme un mode de défense, et pour cela la retrouver, accrue encore, chez les Thalassinidés qui vivent dans les galeries souterraines.

1. Observations et expériences sur les *Gebia deltura* Leach. — C'est le cas de la Gébie qui se promène dans des galeries creusées par d'autres animaux, et qui ne sort que la nuit ou à certaines saisons.

La région antérieure du bord du branchiostégite, fortement échancrée, recouvre à peine la scaphognathite, dont l'observation est facilitée de ce fait.

Les *mouvements* sont *réguliers* ; le rythme = environ 160.

Par la *simple observation* dans l'*eau pure* (non carminée), on constate que le bord latéro-postérieur du branchiostégite se rapproche de temps en temps des coxa. Ce bord est excessivement sensible ; quand on y dépose du carmin, la poudre pénètre dans la chambre branchiale, et bien qu'elle semble sortir en avant d'une façon continue, toutes les 10 secondes environ, au début de l'expérience du moins, on constate des chasses colorées en arrière.

Exp. *Gebia deltura* Leach, de grande taille. Sables coquilliers à *Solen*, en avant de la jetée de St-Vaast. 29 et 30 septembre 1897. Durée : 10 m. Cristallisoir. Eau pure.

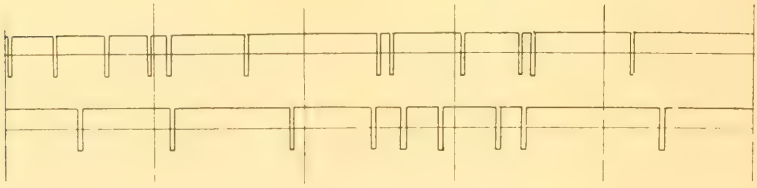


Fig. 18. — *Gebia deltura* Leach.

Par des *attouchements sur les coxa*, on détermine des chasses en arrière.

Ici il faut encore distinguer la part du scaphognathite et celle de la carapace.

Exp. Même animal. 30 septembre 1897. Eau pure.

En examinant avec soin un côté de l'animal, il semble que les mouvements de la carapace et ceux du scaphognathite ne se fassent pas toujours simultanément.

Dans l'espace de 5 m., j'ai observé cinq changements d'allure du scaphognathite, *s*, et six rapprochements de la carapace, *c*; la succession était la suivante :

s *s* *s* *s*

c *c* *c* *c* *c* *c*

Mais certains changements d'allure du scaphognathite sont peu manifestes, et *presque toujours l'un des mouvements doit entraîner l'autre.*

2. Observations et expériences sur des *Upogebia stellata* Montagu.— Ces Gébies vivent dans des galeries à l'intérieur d'un sable vaseux, noirâtre, — à Arcachon, sous les Zostères de la plage d'Eyrac, — à Tamaris, près du bord. Elles ressemblent beaucoup aux précédentes, mais sont plus petites, moins chitinisées, moins pigmentées.

Qu'elles soient placées dans l'eau pure ou dans de l'eau carminée, on constate des mouvements de la carapace, avec renversement du courant respiratoire, mais ceux-ci sont difficiles à compter.

A Arcachon (septembre 1898), j'ai placé un individu qui venait de muer dans un tube renfermant de l'eau carminée ; j'ai constaté des rapprochements fréquents, mais peu accentués, du bord cilié du branchiostégite, et parfois même une sorte de frémissement.

A Tamaris (septembre 1899), j'ai étudié l'influence du parasite (Voir chapitre spécial, 3e p., Ch. 1er).

Sur les individus non parasités, j'ai trouvé souvent six-sept renversements par minute.

Exp. *Upogebia stellata* Montagu, de moyenne taille. Sables noirâtres de Tamaris. 11 septembre 1899. Petit cristallisoir.

Eau pure. Durée : 1 minute seulement (Graphique à échelle particulière).

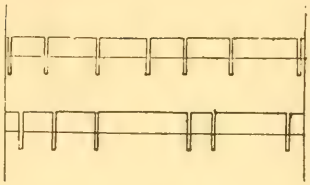


Fig. 19. — *Upogebia stellata* Montagu (1 minute = longueur totale d'une ligne).

On voit par ces exemples que, le bord du branchiostégite étant très excitable, les renversements sont parfois très fréquents.

3. Observations et expériences sur des *Callianassa subterranea* Montagu. — Il n'en est pas tout à fait de même chez les Callianasses, qui sont des animaux beaucoup plus actifs que tous les précédents, et qui ont un mode de vie très particulier que j'ai décrit. Ils fouissent eux-mêmes ; dans les premiers instants, ils sont en contact avec le sable même ; ensuite ils se meuvent dans des galeries aux parois cimentées, ne renfermant guère que du sable agglutiné, et d'ailleurs travaillent sans cesse.

Les *chasses d'eau* sont *moins nombreuses*, car les bords du branchiostégite, sauf au moment de l'enfouissement, sont moins souvent excités par les grains pierreux, mais elles sont *plus énergiques*, comme chez les animaux qui travaillent.

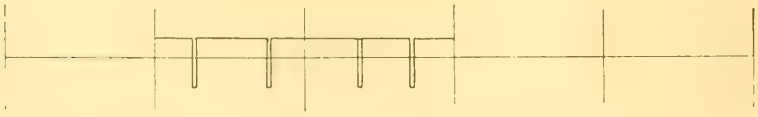


Fig. 20. — *Callianassa subterranea* Montagu.

Conclusions.— 1° Les Homaridés - Thalassinidés présentent des *chasses d'eau en arrière*, en général *faibles*, et qui sont *dues à la fois au renversement des mouvements du scaphognathite et au déplacement de la carapace* par rapport aux flancs épiméraux. En général, les mouvements des appendices abdominaux accompagnent ces chasses ou les suivent de très près.

2° *Le changement d'allure du scaphognathite, le déplacement de la carapace*, et *les mouvements des appendices abdominaux, sont les aboutissants de réflexes associés, plus ou moins simultanés, ayant vraisemblablement pour point de départ les poils qui avoisinent la fente d'entrée de l'eau.* La base des épipodites chez les Homaridés, le bord même du branchiostégite chez les Thalassinidés (qui perdent les épipodites) sont excessivement sensibles aux attouchements.

Cette sensibilité est surtout développée chez les espèces qui vivent dans le sable, et chez lesquelles les poils mentionnés sont heurtés souvent par des grains pierreux. Les chasses d'eau, insuffisantes ici pour le nettoyage de la chambre branchiale elle-même, sont plutôt la manifestation de *réflexes défensifs*, très importants à considérer chez les formes fouisseuses.

3° A mesure que les espèces deviennent plus actives, les chasses d'eau deviennent plus intenses ; ces chasses intenses sont en particulier observées chez les Callianasses pendant la période de leur plus grande activité, celle de la pénétration dans le sable.

4° L'influence des parasites sera étudiée dans un chapitre spécial (3e p., ch. I).

C) Galathéidés.

1. Observations et expériences sur les Galathées. — Les *Galathea squamifera* Leach, que l'on trouve sous les pierres à marée basse parmi les roches de la Hougue ou celles du Cavat, se comportent presque identiquement comme les Homaridés, dont elles ont conservé encore trois épipodites. (De même pour le nettoiement externe).

Chez les *Galathea strigosa* Fabr. (formes sans épipodites) du golfe d'Hyères (fonds à *Posidonia*, profondeurs diverses à partir d'un mètre), j'ai pu me rendre compte des *mouvements de la carapace*, qui sont *très accentués*, et *qui suppléent dans une certaine mesure les mouvements du scaphognathite, faibles et irréguliers.*

1° *Mouvements du scaphognathite.* — On observe trois ou quatre battements de suite, puis un repos. J'avais déjà observé cette allure du scaphognathite chez une très jeune Galathée recueillie dans une

pêche pélagique à St-Vaast (août 1898) : ayant placé ce Crustacé minuscule dans un verre de montre contenant de l'eau noircie avec de l'encre de Chine, j'ai constaté que l'eau s'échappait en avant par bouffées successives.

De même une *Galathea strigosa* Fabr. adulte, placée dans de l'eau carminée, présente en avant des bouffées de carmin sous les $\frac{6}{100}$ de minute environ.

2° *Mouvements de la carapace.* — Avec le *carmin*, on retrouve les chasses d'eau en arrière des Homaridés ; mais ici les mouvements de la carapace sont plus manifestes, et on peut les constater par l'*examen direct dans l'eau de mer pure*. En général ce sont des *mouvements asymétriques*, dûs à un *déplacement latéral de la carapace* par rapport aux flancs épiméraux : lorsque l'une des chambres branchiales se rétrécit, l'autre augmente de volume. (*Galathea strigosa* Fabr., ♂ de grande taille. Golfe d'Hyères. 16 septembre 1899).

Avec la *méthode des émersions*, je n'ai obtenu que des arrêts prolongés du scaphognathite, ce qui n'est pas étonnant ici (♀. Golfe d'Hyères. Septembre 1899).

2. Observations et expériences sur les *Munida bamffia* Pennant. — J'ai retrouvé la *faiblesse* et l'*irrégularité des mouvements du scaphognathite* chez les Munides des profondeurs d'Arcachon. Il est vrai que les individus que j'ai eus entre les mains étaient fort affaiblis par le transport.

Le carmin et l'encre sortaient en avant par bouffées successives.

Je n'ai pu constater sur les exemplaires que j'ai eus entre les mains les mouvements de la carapace.

3. Observations et expériences sur les Porcellanes. — Il y en a sur nos côtes deux espèces, très communes : la *Porcellana platycheles* Pennant, toute hérissée de poils, vit sous les pierres du rivage et est lente dans ses mouvements ; la *Porcellana longicornis* Pennant, glabre au contraire, habite depuis le rivage jusqu'à une certaine profondeur, et est douée d'une plus grande activité. Ces deux espèces ne se comportent pas de même au point de vue respiratoire.

Exp. *Porcellana platycheles* Pennant, de moyenne taille. Rochers du Cavat. 28 septembre 1897. Tube le plus étroit possible, l'animal devant y entrer avec ses pinces (énormes). Eau aérée, légèrement carminée.

Le carmin s'échappe en avant par bouffées successives, comme chez les Galathées ; des arrêts assez prononcés précèdent ces chasses en avant.

Exp. *Porcellana longicornis* Pennant, de moyenne taille. Même localité, même jour, mêmes conditions que dans l'expérience précédente.

On observe une *grande irrégularité dans les mouvements du scaphognathite*, souvent des chasses en avant succèdent à des périodes d'arrêts, d'autres fois un courant inverse prolongé succède à un courant direct ou à l'arrêt.

Les deux tracés, correspondent à une période de 3 minutes.

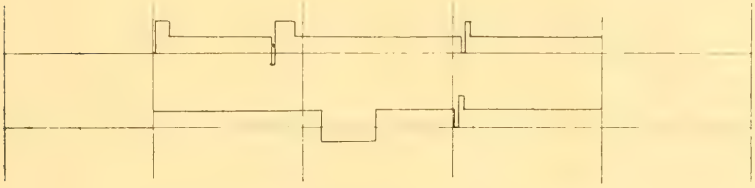


Fig. 21-22. — *Porcellana longicornis* Pennant.

Notons ici, chez une forme presque brachyure, l'*apparition de périodes de renversement prolongées.*

Dans d'autres observations faites à Wimereux (août 1899), j'ai observé des *déplacements de la carapace* comparables à ceux des Galathées, et, dans l'eau carminée, des renversements prononcés.

Ceci complète les analogies entre les Galathées et les Porcellanes.

Conclusions. — 1° Les Galathéidés ont un *scaphognathite faible*, à *mouvements très irréguliers*. Le *courant* est *discontinu* ; il se fait par une série de *chasses d'eau en avant* ; celles-ci *succèdent à des arrêts ou à des renversements*, courts en général ;

2° Chez les Galathéidés les *mouvements de la carapace* sont *en général beaucoup plus accentués que chez les Homaridés* ; ils sont dûs à une musculature compliquée, que je décrirai ailleurs ;

3° *Les deux Porcellanes se comportent de façon assez différente;* chez l'une, les irrégularités du scaphognathite sont marquées, et on observe des *renversements prolongés.* Ces renversements que nous rencontrons pour la première fois, nous les retrouverons chez les Pagures et surtout chez les Crabes.

J'ai remarqué maintes fois que les Galathées meurent facilement en captivité, et qu'alors la carapace est soulevée en arrière; les muscles actifs qui relient celle-ci aux plans épiméraux se relâchent, le scaphognathite s'étant arrêté, comme cela arrive souvent chez ces animaux.

D) Palinuridés.

1. Observations et expériences sur les Langoustes. — La disposition de l'appareil respiratoire de la Langouste se rapproche beaucoup de celle présentée par les Homards.

Le scaphognathite a l'allure de celui des Homards.

Les battements sont réguliers, environ 140 par minute; il y a parfois quelques changements d'allure.

La *section du branchiostégite* détermine un trouble profond dans les mouvements du scaphognathite.

L'*émersion antérieure* indique des chasses d'eau en arrière faibles et très espacées (Arcachon), ou plus souvent de simples arrêts (Eudoume).

Le *dépôt de carmin* en un point quelconque du bord du branchiostégite détermine tout le long de ce bord des chasses successives et rapprochées, se renouvelant au fur et à mesure que l'on dépose le carmin.

Ces *chasses* sont dues vraisemblablement au scaphognathite, car le *bord de la carapace ne bouge pas.*

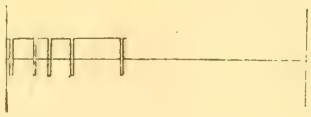


Fig. 23. — *Palinurus vulgaris* Latr. (une minute = la longueur de la ligne).

Exp. Langouste jeune. Calangues d'Endoume. 26 septembre 1899. Eau carminée, aérée. Durée : 24 s. (Échelle particulière).

2. Observations et expériences sur les Scyllares. — Les Scyllares sont des Langoustes qui sont en train de se céphaliser, et qui souvent, le soir, après un long repos, viennent dans les calangues respirer l'eau de la surface.

J'ai effectué de nombreuses expériences sur ces animaux en septembre 1899, à Tamaris, puis à Endoume ; je me suis servi du carmin ou de l'émersion.

a) *Carmin.*

Exp. *Scyllarus arctus* L. de moyenne taille. Tamaris, 12 septembre 1899. Flacon de même diamètre que l'animal. Eau carminée. Durée : 5 m.

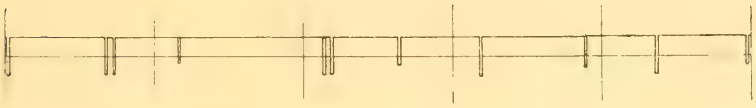


Fig. 24. — *Scyllarus arctus* Linné.

On observe comme chez les Langoustes *des chasses peu intenses, espacées*, et il n'y a également *aucun mouvement apparent de la carapace.*

Au fur et à mesure que le carmin se dépose, les chasses deviennent plus faibles, et il suffit de secouer le flacon pour leur rendre un peu d'intensité.

D'ailleurs quand on dépose du carmin directement sur le bord du branchiostégite, les grains colorés sont repoussés dès qu'ils pénètrent dans la chambre branchiale par des coups en arrière du scaphognathite, et sans qu'il se produise de mouvements de la carapace.

b) *Émersion.* — En maintenant l'animal presque horizontalement, mais la tête hors de l'eau, on constate de temps en temps quelques arrêts ou renversements peu intenses, et c'est tout.

Mais si, sans changer beaucoup l'inclinaison, on plonge la tête dans l'eau, on émerge le bord latéro-postérieur du branchiostégite, on constate parfois des *renversements très prolongés* du courant respiratoire ; l'eau pénètre par les orifices qui sont en avant des pièces buccales et s'écoule par la fente dite aspiratrice.

Exp. *Scyllarus arctus* L., de moyenne taille. Tamaris. 12 septembre 1899. Cristallisoir. Eau pure aérée. Durée: 10 m.

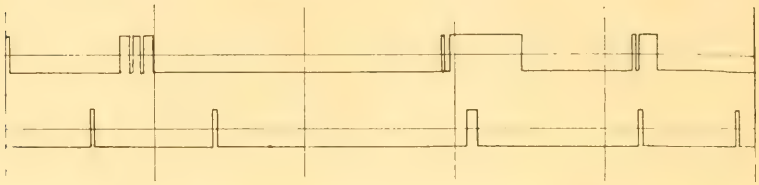


Fig. 25. — *Scyllarus arctus* Linné.

Exp. *Scyllarus arctus* L., ♀ non porteuse d'œufs, abdomen en extension. Endoume. 21 septembre 1899. Cristallisoir. Eau pure aérée. Durée : 1/2 heure.

(Le graphique est à une autre échelle : $1^{cm} = 1$ m.).

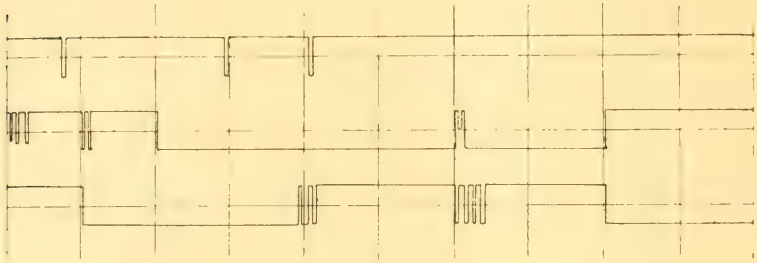


Fig. 26. — *Scyllarus arctus* L., porteur d'œufs (une minute = un centimètre).

Exp. Une porteuse d'œufs (couleur orange). Mêmes conditions. Durée : 15 minutes (Même échelle).

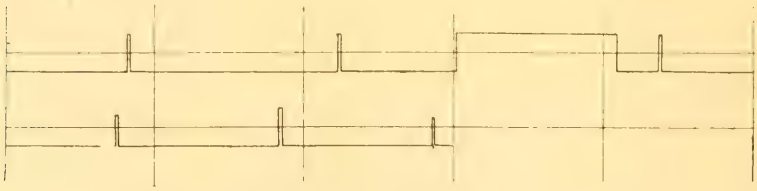


Fig. 27. — *Scyllarus arctus* Linné., porteur d'œufs.

Ces divers graphiques sont intéressants, car ils nous montrent que chez les Palinuridés qui sont en train de se

céphaliser, comme d'ailleurs chez les Galathéidés céphalisés (Porcellanes), il y a de *longues périodes de renversement*, surtout chez les porteuses d'œufs. J'ai pu les mettre en évidence, par l'émersion postérieure, mais non par le carmin. En outre, de temps en temps, il y a de courtes périodes d'hésitation, où l'eau va alternativement en avant et en arrière, prenant un *mouvement oscillatoire* que j'ai retrouvé chez les Crabes les plus primitifs, où il est associé ou non aux renversements. En général quand l'eau oscille les appendices abdominaux battent vigoureusement.

Or, si l'on place un Scyllare dans les conditions mêmes de la nature, on constate que ce Crustacé reste de longues heures *absolument immobile* et dans une position quelconque ; qu'il soit porteur d'œufs ou non, le courant est direct avec quelques chasses légères en arrière, comme chez les Langoustes ; mais à certains moments, surtout la nuit, le Crustacé *s'agite*, vient à la surface de l'eau : c'est alors que se produisent les *renversements* du courant et les *oscillations* de l'eau.

Ici encore, comme chez les *Porcellana longicornis* Pennant, c'est *l'activité de l'animal* qui semble provoquer ces changements mécaniques ; toutefois il suffit d'émerger un point du bord du branchiostégite pour le déterminer : il y a là sans doute un réflexe dont le point de départ est au niveau de ce bord, qui est très sensible.

Conclusions. — 1° Les Palinuridés ont un *scaphognathite qui se meut en général régulièrement*. Le courant direct n'est interrompu que par des *chasses en arrière faibles et espacées*.

2° *Il n'y a point de mouvements de la carapace.*

3° Les Scyllares, dans leurs périodes d'activité ou quand ils sont émergés, présentent des *renversements prolongés* du courant respiratoire, et parfois des *mouvements oscillatoires* de l'eau comme on en observe chez les Crabes inférieurs.

Conclusions générales. — Chez les Macroures marcheurs :

1° *Les parties qui avoisinent la fente d'entrée de l'eau* (épipodites, coxa, bord du branchiostégite) *sont excessivement sensibles aux attouchements*, et sont le point de départ de *réflexes multiples*, dont les aboutissants peuvent être : le scaphognathite, les muscles moteurs de la carapace, les appendices abdominaux.

2° Chez les Homaridés, on observe communément le triple réflexe, et chez les Thalassinidés, fouisseurs, l'effet s'accentue.

3° Les Galathées sont des Homaridés chez lesquels la musculature motrice de la carapace s'est développée beaucoup; ce développement est corrélatif de l'affaiblissement et de l'irrégularité du scaphognathite.

4° Chez les Palinuridés, au contraire, les mouvements de la carapace ont disparu.

5° Les Callianasses, surtout quand elles travaillent, présentent des chasses d'eau en arrière assez fortes mais espacées (comme les *Natantia* actifs); certaines Porcellanes actives (*Porcellana longicornis* Pennant) ont des renversements prolongés; enfin les Scyllares, quand ils vont nager à la surface de l'eau se comportent de même et présentent en outre des mouvements oscillatoires de l'eau dans la chambre branchiale.

Nous retrouverons toutes ces tendances chez les Crabes primitifs.

§ 5. — De l'influence de l'activité et des mœurs sur le scaphognathite des Pagures.

On trouvera plus haut (Ch. I, p. 29 à 42) une étude biologique assez détaillée sur les Pagures.

Les uns, richement colorés (le vert domine), très actifs, vivent surtout dans les eaux superficielles: *Clibanarius misanthropus* Risso, *Eupagurus anachoretus* Risso, etc.

Les autres, teintés presque uniformément d'orange ou de rouge, plutôt sédendaires, vivent, ou bien à diverses profondeurs (*Paguristes maculatus* Risso), ou bien seulement dans les eaux profondes (*Pagurus striatus* Latr.).

Chez les *Eupagurus bernhardus* L. de la Manche et de l'Océan, la teinte et l'activité dépendent de l'âge, et en définitive de l'habitat, ce Crustacé gagnant progressivement les profondeurs.

Les *Diogenes pugilator* Roux, enfin, agiles, plus ou moins fouisseurs, et par suite décolorés, pullulent sur nos plages sableuses du Nord au Midi.

Chez ces divers animaux, le scaphognathite ne se comporte pas de même.

1. Observations et expériences sur les *Eupagurus bernhardus* L. de la Manche. — J'ai d'abord étudié les Bernhards à St-Vaast (1897 et 1898); dans cette localité, on les trouve en abondance; les jeunes pullulent en août et septembre sur la plage, où M. Bouvier a étudié leurs mœurs [C, 92]; ce sont des animaux très agiles et en perpétuel mouvement; ils cherchent des coquilles variées; à 3 milles de là, la drague qui se promène dans les fonds à Hydraires (10-20 m.) ramène des adultes logés dans des coquilles de Buccin.

Un Pagure adulte offre un contraste frappant avec un Homaridé : le branchiostégite, membraneux, à bord garni de longues soies filtrantes, ne paraît jouer aucun rôle dans la production du courant respiratoire; le scaphognathite bat uniformément.

1° Si l'on *émerge* la partie antérieure du branchiostégite, on voit l'eau déborder en avant, — à moins que l'émersion porte sur une hauteur égale à la moitié du branchiostégite, car le scaphognathite n'est pas bien fort (Voir Chapitre IV). Jamais l'air ne sort en arrière, même si le bord de la carapace est dans une position voisine de l'horizontale;

2° Si l'on *dépose du carmin* le long de ce bord, celui-ci s'engage dans la chambre branchiale, pour sortir régulièrement en avant; on n'observe *jamais de chasses en arrière.*

De même quand on retire l'animal d'une eau fortement carminée, on constate que le carmin ne sort de la chambre branchiale que par l'avant.

Un jeune Pagure de la Plage se comporte différemment; on retrouve chez lui les chasses en arrière, faibles et espacées, des Homaridés.

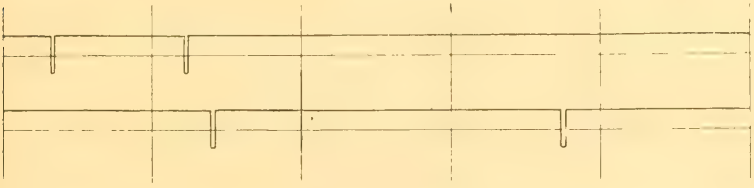


Fig. 28. — *Eupagurus bernhardus* Linné, jeune.

Exp. Petit Pagure, 2cm. Plage de St-Vaast. 8 septembre 1897. Durée : 10 m. Tube = 4cm × 0cm,7. Eau de la pleine mer (midi). T. = 16°.

Ainsi *chez les jeunes, qui sont très actifs, on observe des chasses d'eau, faibles, il est vrai, et espacées, qu'on ne retrouve pas chez les formes plus âgées, à activité moindre.* Chez ces dernières, j'ai essayé de provoquer les renversements par des attouchements, mais cela a été en vain.

Les observations que j'ai faites en 1899 sur les Pagures de la Méditerranée ont jeté la lumière sur ce fait assez remarquable.

2. Observations et expériences sur les Pagures actifs de la Méditerranée.

1° *Clibanarius misanthropus* Risso.

Exp. *Clibanarius misanthropus* Risso. Taille maxima. Racines boueuses des *Posidonia*. Rade de Toulon, en face Tamaris, 14 septembre 1899. Tube de verre. Eau pure carminée. Durée : 6 m.

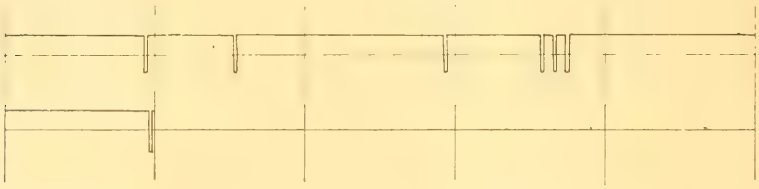


Fig. 29. — *Clibanarius misanthropus* Risso

Les chasses, assez espacées par instants, rapprochées à d'autres, sont assez énergiques ; après une succession de chasses en arrière, les pattes nettoyeuses se mettent en mouvement.

Le bord du branchiostégite, garni de quelques poils rares, est peu sensible aux attouchements ; le *dépôt de carmin* ne provoque rien.

2° *Eupagurus anachoretus* Risso. — Il n'en est pas de même avec l'*Eupagurus anachoretus* Risso, qui accompagne les précédents dans la rade de Toulon. Lorsque l'animal est à demi-sorti de sa coquille et que l'on dépose du carmin à la partie postérieure du thorax (partie échancrée), on observe des chasses en arrière de temps en temps ; l'abdomen se salit ainsi, mais il suffit de quelques rétractions de cette partie du corps, pour chasser l'eau contenue dans la coquille au dehors et balayer les particules de carmin.

Exp. *Eupagurus anachoretus* Risso. Taille maxima. Racines des *Posidonia*. Tamaris. 14 septembre 1899. Tube de verre. Eau pure carminée. Durée : 5m.

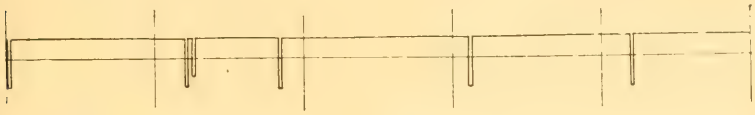


Fig. 30. — *Eupagurus anachoretus* Risso.

On observe des chasses d'eau environ toutes les minutes, mais d'une *durée de 3 à 4 secondes, parfois même de 8 s.* Les *renversements* sont également *prononcés,* et suivis d'un nettoyage assez complexe.

3° *Eupagurus cuanensis* Thompson. — Dans les racines des *Posidonia* de la rade de Toulon, on trouve, outre les *Clibanarius misanthropus* Risso et les *Eupagurus anachoretus* Risso, des *Eupagurus cuanensis* Thompson, à la carapace marbrée de vert et de blanc, aux larges mains poilues et épineuses.

Exp. *Eupagurus cuanensis* Thompson. Taille maxima. Mêmes conditions et même jour que dans l'expérience précédente.

On observe de *longues périodes où le courant va en arrière* ; de temps en temps, il y a des reprises plus ou moins prolongées du courant direct : le nettoyage coïncide avec le changement de sens.

Fig. 31. — *Eupagurus cuanensis* Thompson.

Quand le courant est renversé, les poils des pinces forment un filtre pour l'eau qui entre en avant.

On voit que *chez toutes ces formes, littorales, vertes plus ou moins, actives, les renversements sont toujours intenses, et peuvent même durer un certain temps.* Cette particularité va

expliquer l'adaptation à la vie fouisseuse d'un petit Pagure, plus actif que ceux que je viens d'étudier, qui vit sur les plages sableuses de notre littoral et dont les teintes bigarrées sont affaiblies comme chez toutes les espèces qui se cachent plus ou moins dans le sable.

4° *Diogenes pugilator* Roux.— A Arcachon ce Pagure, qui mérite bien le nom de *Pagurus arenarius* qu'on lui a donné, s'enfouit dans le sable fin et pur du banc de Bernett et de la plage du Moulleau ; il se sert pour cela de pattes locomotrices 2 et 3 et de ses pinces, inégales et lisses, la gauche plus développée ; l'opération se fait en quelques instants. Une fois enfoui, les antennes plumeuses couchées sur le sable le maintiennent, tandis que les antennules et les pédoncules oculaires sont dressés ; les palpes des pattes mâchoires sont immobiles. On constate que dans ces conditions le courant entre par l'avant, et sort par une filtration diffuse à travers le sable. De temps à autre seulement, il se produit des chasses en avant, et les palpes s'agitent. J'ai pu constater tout ceci avec de l'*encre de Chine* (Arcachon, octobre 1898). On remarque de plus qu'immédiatement après l'enfouissement, l'eau étant légèrement trouble, les chasses en avant sont plus rapprochées.

On sait que le *Diogenes pugilator* Roux présente une foule de variétés *(D. varians)* qui ont été décrites soigneusement par M. Bouvier [D, g, 91].

A Wimereux j'ai trouvé des exemplaires qui avaient un aspect différent de ceux d'Arcachon ; ils couraient sur le sable, se cachaient sous les rebords des rochers, mais ne s'enfouissaient pas ; ils étaient plus vigoureux et plus vivement colorés *(vert, bleu, brun)*. C'est seulement quand on les sortait de leurs coquilles, qu'ils se tapissaient dans le sable ; ils présentaient des périodes de courant direct, des périodes de renversement, et parfois même des arrêts notables ; mais chez certains individus je n'ai pu constater le renversement.

Les *Diogenes pugilator* Roux des racines des *Posidonia* de la rade de Toulon, ont présenté, tantôt des courants inverses discontinus, tantôt de simples chasses d'eau en arrière, suivies de nettoyage.

Enfin les *Diogenes pugilator* Roux de l'anse des Catalans, près d'Endoume, petits et décolorés, ont donné le graphique suivant :

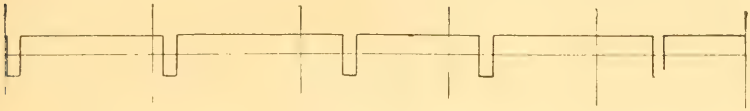


Fig. 32. — *Diogenes pugilator* Roux.

Le nettoyage avait lieu seulement de temps en temps.

Ainsi aux différences morphologiques correspondent des différences physiologiques. *Chez les formes fouisseuses, le renversement tend à s'établir d'une façon continue*, et l'ensablement de la chambre branchiale est ainsi évité.

3. Observations et expériences sur les Pagures sédentaires de la Méditerranée.

1° *Paguristes maculatus* Risso. — J'ai trouvé des exemplaires de cette espèce presque à fleur d'eau dans la rade de Toulon, à Tamaris, toujours parmi les racines des *Posidonia*.

Quand je déposais du carmin à l'arrière de la carapace, l'animal rentrait dans sa coquille par petits bonds successifs, de façon à produire autour de lui des courants d'eau d'arrière en avant, et à chasser ainsi le carmin ; celui-ci s'engageait cependant en partie dans la chambre branchiale, et les seuls irrégularités du courant que j'ai constatées ont été des *accélérations passagères du courant direct*.

Cependant *certains individus*, placés dans un tube renfermant de l'eau fortement carminée, ont présenté des chasses d'eau en arrière, courtes et espacées, non suivies d'un nettoiement.

Exp. *Paguristes maculatus* Risso. Taille moyenne. Racines des *Posidonia*. Tamaris. 14 septembre 1899. Conditions indiquées.

Fig. 33. — *Paguristes maculatus* Risso de Tamaris.

Exp. *Paguristes maculatus* Risso. Taille moyenne. Endoume. 20 septembre 1899. Tube. Eau carminée.

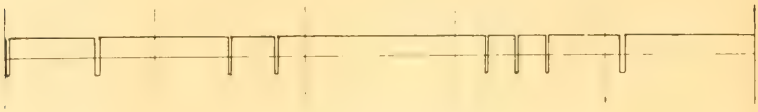


Fig. 34. — *Paguristes maculatus* Risso d'Endoume.

Il faut remarquer que cette espèce est parfois encore littorale et douée alors d'une certaine activité.

Le *Pagurus striatus*, lui, n'habite que les profondeurs.

2° *Pagurus striatus* Latr. — Chez lui les chasses d'eau en arrière sont espacées et faibles.

Exp. *Pagurus striatus* Latr. Taille moyenne. Profondeurs au large d'Endoume. 20 septembre 1899. Tube. Eau carminée.

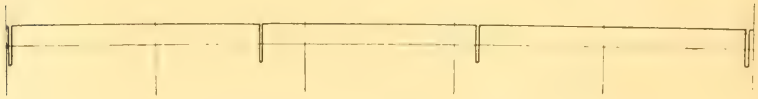


Fig. 35. — *Pagurus striatus* Latr.

Conclusions.

1° *Les Pagures qui ne sont pas actifs se comportent au point de vue de renversement du courant respiratoire comme des Homaridés.*

2° *Quand l'activité augmente, quand la teinte verte envahit la carapace, les renversements, tout en devenant plus fréquents, prennent plus d'intensité et plus de durée.*

3° *Avec la vie fouisseuse, des renversements de longue durée s'établissent.*

§. 6. — Des variations de l'allure du scaphognathite chez les Crabes primitifs.

Parmi les Crabes primitifs, certains ont conservé les caractères ancestraux et mènent une vie passive (Dromies), — d'autres recherchent les fonds coralligènes (Ebalies et Calappes), — d'autres enfin s'enfouissent dans le sable *(Corystes* et *Atelecyclus)*.

1. Dromies. — Les *Dromia* ou *Dormeuses* ont des mouvements rares et lents qui leur ont mérité leur nom. Je les ai observées dans l'aquarium d'Endoume ; j'en ai vu rester fixées contre une rocaille, absolument immobiles, de longues heures, voire même une journée entière ; en excitant ces Crustacés de diverses façons, je ne pouvais déterminer aucun mouvement.

Cependant les battements du scaphognathite sont énergiques et continus : le courant respiratoire, intense, va constamment en avant. L'*air* (dans le cas d'émersion), le *carmin* (que l'on dépose le long du bord du branchiostégite), l'*encre de Chine* (dans les mêmes conditions), des *attouchements variés ne modifient en rien le courant*. J'ai enlevé successivement les pinces, les exopodites des pattes-mâchoires postérieures, le bord ptérygostomien, une grande partie du branchiostégite..... et *malgré ces traumatismes violents, les battements du scaphognathite restaient rapides* (160 environ), *intenses*, *réguliers*. J'ai alors excité de diverses façons les branchies, les bases des épipodites, et, pendant la durée d'une demi-heure, je n'ai pu provoquer aucune modification dans le *rythme*, l'*intensité* et le *sens* des mouvements de la palette respiratoire. Dans les milieux asphyxiants, le scaphognathite continue à battre de même ; cependant dans ces conditions on constate une plus grande irrégularité du côté des exopodites des maxillipèdes, et je montrerai dans la suite que c'est là souvent le signe d'une irrégularité commençante du scaphognathite. Enfin quand le Crabe fait le mort, ce qui est fréquent, le scaphognathite continue à battre, en sorte que la respiration reste toujours active.

Ces diverses expériences ont été effectuées à St-Vaast au commencement de septembre 1898 sur des Dromies provenant des fosses rocheuses à Laminaires des environs des îles St-Marcouf.

Une seule fois, j'ai entrevu des chasses en arrière, très faibles et

espacées, rappelant celles présentées par les Homaridés sédentaires : c'est chez une Dromie qui séjournait depuis quelques heures dans un vase clos de faible dimension contenant de l'eau de mer additionnée d'un peu de baryte. Les chasses se manifestaient assez nettement en arrière des coxa des 3es pattes, et étaient toujours accompagnées de mouvements des pattes postérieures ; il y a là évidemment un *souvenir ancestral*, un souvenir de Homaridé : mais les pattes nettoyeuses au lieu de réagir pour nettoyer la carapace (Homaridés) ou la chambre branchiale (Galathéidés) ont pris un rôle fixateur et servent à l'habillement de la carapace ; or, *nettoyage* et *habillement* sont des opérations du même ordre et qui souvent se remplacent l'une l'autre.

Exp. *Dromia vulgaris* M.-Edw. Femelle, de grande taille. St-Vaast. 8 septembre 1898. Vase clos. Eau additionnée de baryte. Long séjour.

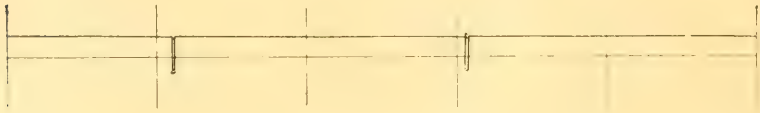


Fig. 36. — *Dromia vulgaris* M.-Edw., dans eau barytée.

D'autres expériences faites à Endoume en septembre 1899 m'ont donné les mêmes résultats ; certains individus se sont montrés un peu plus sensibles aux blessures ; celles-ci ont pu provoquer chez eux des arrêts parfois prolongés du scaphognathite.

En résumé la *Dromia*, qui est *le type le plus parfait des Crabes sédentaires, présente un scaphognathite vigoureux, constant dans ses mouvements, et fort peu influençable par les agents mécaniques et chimiques du milieu extérieur*, surtout dans les mers froides.

2. Ebalies et Calappes. — Les habitants des fonds coralligènes, *Ebalia* et *Calappa*, quoique assez peu actifs, ne se comportent pas de même.

Ebalia. — Les *Ebalia* que j'ai examinées provenaient des fonds à *Lithothamnium* de St-Vaast-la-Hougue et ressemblaient à de petites concrétions calcaires ; la calcification chez ces animaux est

en effet très prononcée, en même temps que l'intensité respiratoire est faible ; les branchies sont réduites (il n'y en a plus que 5 : *3 b + 3 c*, *4 b + 4 c*, *5 c'*) normalement ; l'eau entre en partie en avant par une gouttière recouverte par les exopodites des pattes-mâchoires externes et sort également en avant.

Pour observer le courant respiratoire, j'ai opéré de la manière suivante : 1° j'ai enlevé l'exopodite de la patte mâchoire droite, de manière à découvrir précisément le canal dit inspirateur qui part de l'avant et aboutit à l'orifice inspirateur de Milne-Edwards ; 2° j'ai placé le Crustacé dans un verre de montre contenant de l'eau carminée.

Souvent, quand l'animal fait le mort (les pattes-mâchoires sont alors appliquées étroitement entre elles et contre le cadre buccal), le courant ne passe pas. Mais tout à coup les maxillipèdes postérieurs s'abaissent et le carmin s'échappe avec le courant en avant de la bouche. Si l'on dépose alors du carmin dans le canal, on voit qu'il se dirige en arrière pour pénétrer dans la chambre branchiale. Le sens de la marche du carmin dans la gouttière mise à nu indique donc le sens du courant ; aussi ai-je porté toute mon attention sur elle. J'ai constaté que le carmin y est quelquefois immobile (arrêt du courant respiratoire), que le plus souvent il va en arrière (courant direct), mais que, de temps en temps, il est entraîné alternativement en avant et en arrière, présentant une sorte de mouvement oscillatoire (alternances de courants directs et de courants inverses).

Le tracé demi-schématique suivant (1er septembre 1898) indique l'allure tout à fait particulière du scaphognathite. J'ai pratiqué

Fig. 37. — *Ebalia* des fonds à *Lithothamnium* de St-Vaast.

d'ailleurs une fenêtre dans le branchiostégite et j'ai constaté que de temps en temps l'eau présente une sorte de mouvement oscillatoire, est brassée pour ainsi dire de l'avant à l'arrière et de l'arrière en avant dans la cavité branchiale. Celle-ci, avec son canal dit inspirateur et son canal dit expirateur, peut être comparée à une *sorte de tube en U où l'eau oscille fréquemment*. Les périodes

d'oscillation reviennent toutes les minutes environ et durent de 5 à 10 secondes ; les périodes de repos sont fréquentes.

Calappa. — Avec les *Calappa granulata* L. de grande taille du Broundo coralligène de Marseille les phénomènes sont les mêmes, mais beaucoup plus apparents.

J'ai fait de très nombreuses observations et expériences sur ces animaux, à la fin de septembre 1899, au laboratoire d'Endoume.

J'ai employé : 1° la méthode des émersions ; 2° le carmin ; j'ai dû dans certains cas faire quelques amputations. J'ai obtenu des émersions progressives en plaçant le Crustacé dans des cuvettes renfermant de moins en moins d'eau, et j'ai distingué quatre degrés d'émersion :

1er degré. — Front au niveau de l'eau ;

2e et 3e degré. — Orifices « expirateurs » un peu au-dessus du niveau de l'eau ;

4e degré. — Partie antérieure de la fente « inspiratrice » au-dessus de l'eau.

Une expérience préliminaire (18 septembre 1899) m'a permis de me rendre compte de l'*instabilité des mouvements du scaphognathite.* Le Crabe étant dans l'eau, le front plus ou moins émergé, par les orifices « expirateurs » étroits et rapprochés sur la ligne médiane s'échappe un véritable jet d'eau qui s'élève notablement au-dessus du niveau de l'eau, décrivant un arc de cercle, et qui peut même franchir les parois du vase. Quand le Crabe est faiblement

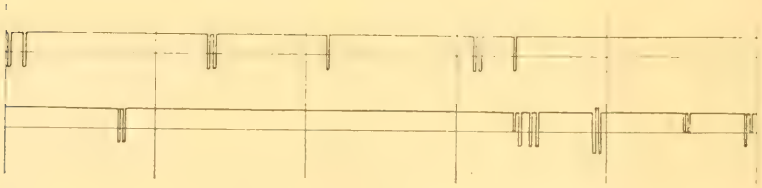


Fig. 38. — *Calappa granulata* Linné, immobile, en partie émergée.

émergé (1er degré) et immobile, le jet d'eau s'arrête de temps en temps quelques secondes, et l'eau paraît alors monter et descendre dans les canaux expirateurs; quand le courant régulier reprend, l'eau est chargée de bulles d'air ; dans aucun cas l'air n'apparaît à la base des pattes.

En faisant varier l'émersion, on obtient *des arrêts plus ou moins prolongés*, suivis de *courants plus ou moins discontinus et irréguliers* : l'activité de l'animal et les réflexes nerveux ont une grande influence sur la marche du courant respiratoire.

a) *Influence de l'activité.*

Exp. Endoume. 18 septembre 1899.

Le Crabe, maintenu par la main de l'observateur, est disposé de façon que le bord antérieur des maxillipèdes postérieurs soit immergé, mais que la lacini des maxillipèdes antérieurs ne le soit pas (2e degré).

1° *L'animal est passif.* Le jet d'eau antérieur est subcontinu ; à certains moments il augmente progressivement d'intensité pour diminuer ensuite ; les arrêts sont marqués, comme il a déjà été indiqué, par *un léger mouvement oscillatoire de l'eau.*

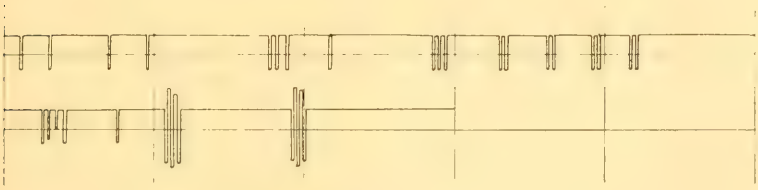


Fig. 39. — *Calappa granulata* L., passive, puis active (deux dernières minutes).

2° *L'animal entre en mouvement.* Immédiatement le jet d'eau monte beaucoup plus haut, mais il s'arrête bientôt et l'eau est chassée alternativement en avant et en arrière (par les fentes dites inspiratrices).

L'intensité du courant respiratoire et les mouvements oscillatoires sont donc exagérés par le fait de l'activité de l'animal.

b) *Influence des réflexes.*

Pour bien comprendre l'influence des réflexes, il faut se rappeler quelques particularités anatomiques des *Calappa*.

1° Les pinces sont énormes, aplaties, et leur bord supérieur a la forme d'une crête de coq ;

2° L'eau entre (dans le courant direct) par un orifice spécial en forme de fente, qui est l'aboutissant d'une gouttière creusée d'avant

en arrière aux dépens du rebord ptérygostomien et qui est comprise entre ce rebord et l'article basilaire poilu des maxillipèdes postérieurs (Voir fig. 80, p. 209).

Les pinces et les poils de cet orifice peuvent être le point de départ des réflexes.

1° *Attouchement des pinces.* Quand on excite la crête des pinces, et que l'on maintient le Crabe immobile dans toutes ses parties, on détermine des mouvements oscillatoires fort intenses.

2° *Ablation des pinces.* J'ai dû pratiquer pour l'emploi du carmin l'ablation des énormes pinces, ce qui a eu un effet considérable sur la circulation et sur la respiration ; le cours du sang est devenu discontinu, le courant respiratoire s'est arrêté complètement ; c'est seulement au bout d'un temps très long que s'est rétabli un courant discontinu et irrégulier.

3° *Excitation des poils de l'orifice afférent par des grains de carmin.* Dans ces conditions cependant, on peut provoquer encore les mouvements oscillatoires de l'eau ; il suffit de déposer du carmin dans la gouttière du bord ptérygostomien, celui-ci est arrêté en partie par les poils de l'orifice afférent qui sont excessivement sensibles ; presque immédiatement il se produit une réaction violente, et le nettoyage a lieu par une alternance de chasses d'eau en arrière et en avant.

Dans la nature, les mouvements des pinces et ceux des pattes-mâchoires externes peuvent déterminer les réflexes que je viens de décrire, et par suite aussi des mouvements oscillatoires intenses de l'eau.

Mais ces oscillations persistent après l'ablation des pinces et l'immobilisation complète des pattes-mâchoires ; dans ce dernier cas, elles se rapprochent, car les poils se salissent plus vite, et présentent une intensité moindre, car les frottements mécaniques déterminés par les pattes-mâchoires ne sont plus là pour exalter les réflexes.

J'ai recherché également s'il y avait des réflexes partant des pièces buccales qui contribuent à former les orifices dits expirateurs ; j'ai constaté que les attouchements sur ces pièces entraînent des modifications importantes dans la forme de ces orifices (Voir Ch. IX, Appendices buccaux), et un rétrécissement progressif ;

quand celui-ci est maximum, le courant respiratoire, peu modifié jusque-là, s'arrête.

Conclusions. — *Les Oxystomes que j'ai étudiés ont présenté des mouvements oscillatoires de l'eau tout à fait caractéristiques ; et la chambre branchiale de ces animaux, avec ses canaux afférents et efférents, peut être comparée à un tube en U où l'eau oscille.*

A l'état de repos et dans l'eau pure les oscillations sont très faibles, mais celles-ci prennent une grande intensité quand le Crabe remue, ou quand on excite les crêtes de ses pinces ou les poils des orifices afférents.

Les réflexes nerveux se produisent d'ailleurs à l'occasion d'excitations minimes, et, *plus tard*, je montrerai que *les mouvements oscillatoires* et *cette sensibilité nerveuse ont, vraisemblablement, la même cause, une intoxication due au milieu extérieur.*

3. *Corystes* et *Atelecyclus*. — J'ai déjà parlé à diverses reprises du fort joli mémoire de Garstang sur les *Corystes* ; l'auteur avait vu dans les renversements prolongés présentés par ces animaux une particularité caractéristique du genre ; il n'en est rien.

Les *Atelecyclus* que j'ai étudiés à Arcachon présentent le même phénomène, ce qui n'est pas étonnant, mais les Carcins et les Grapses aussi le présentent. J'ai consigné les résultats de mon étude sur les *Atelecyclus* dans le *Bulletin de la Société d'Arcachon* [C, 99], je les rappelle brièvement ici.

Les mouvements du scaphognathite sont très instables comme chez les *Calappa*. Quand l'animal est dans une immobilité absolue, cet organe bat assez vite et régulièrement, mais dès qu'il change de position les battements deviennent irréguliers. D'autre part l'attouchement avec la pointe d'une aiguille des poils qui garnissent le bord antérieur des maxillipèdes postérieurs détermine le rapprochement de ces appendices et une modification momentanée, quelquefois un arrêt des mouvements du scaphognathite. Ici donc encore on retrouve l'influence de l'activité et celle des réflexes sur les mouvements de la palette respiratoire.

Ces particularités m'ont permis de comprendre le mécanisme de l'enfouissement des *Atelecyclus*. Pendant que le Crabe s'enfonce dans le sable, il y a des *alternatives de chasses d'eau en avant et*

en arrière, qui ont pour but de déblayer les orifices antérieurs et la fente du branchiostégite. Quand l'animal est enfoui, il garde une immobilité absolue, et *le courant est constamment inverse:* ainsi les branchies qui reçoivent l'eau directement de la surface risquent moins de s'ensabler ; dans les premiers temps de l'enfouissement, il y a encore quelques chasses d'eau en avant, mais celles-ci finissent par disparaître, et le courant devient d'une constance remarquable.

4. *Cancer.* — Cette constance nous la retrouvons chez les *Cancer pagurus* L., si abondants sur nos côtes, et qui descendent presque directement, comme je le montrerai dans la 2e partie de ce travail des *Atelecyclus*.

Ce sont des animaux peu actifs, non fouisseurs, et chez lesquels les poils avertisseurs du bord antérieur des maxillipèdes se sont atrophiés.

Je n'ai jamais observé de renversements, sauf chez un *Cancer* très jeune recueilli à Wimereux.

Conclusions. — Seuls parmi les Crabes primitifs les Dromiacés ont conservé l'allure des Homaridés ; seulement, à cause de la sédentarité de ces animaux, les chasses en arrière se sont affaiblies encore.

Les Oxystomes, intoxiqués par les eaux des fonds coralligènes, présentent au contraire une excessive susceptibilité du scaphognathite ; pour un rien, cet organe est secoué par des spasmes, qui chassent l'eau alternativement en avant et en arrière.

Les Corystidés ont encore ces mouvements oscillatoires mais amoindris, au moment où ils s'enfouissent ; quand ils sont dans le sable, le courant est dirigé constamment en arrière ; les variations d'allure du scaphognathite sont surtout sous la dépendance d'attouchements mécaniques, et les influences chimiques viennent certainement au second plan.

§ 7. — De l'influence de l'habitat sur le scaphognathite du *Carcinus mœnas* Pennant.

L'allure du scaphognathite est en rapport avec le mode de vie, ce qui explique le contraste frappant entre les Corystidés-Cancéridés

et les Portunidés ; les premiers ont un mode d'existence parfaitement déterminé ; les seconds, essentiellement migrateurs, ont des habitats variés, peuvent en changer ; le scaphognathite si sensible aux modifications du milieu extérieur s'en ressent.

Les *Carcinus mœnas* PENNANT, par leur abondance, par leur adaptation à une multitude d'habitats, permettent merveilleusement de s'en rendre compte. On peut voir les modifications physiologiques de la respiration se faire progressivement avec l'*âge*, la *taille*, à mesure que les *races* se différencient et que les *habitats* se précisent.

Expériences effectuées aux environs de St-Vaast.

1° *Exp. sur des larves* Megalopa (août 1897). — Les Mégalopes sont placées dans un verre de montre sous le microscope ; les courants respiratoires sont mis en évidence par l'addition à l'eau de mer d'un peu d'encre de Chine ; on voit l'eau entrer par le bord du branchiostégite, mais plus abondamment en avant, au niveau des branchies bien développées, et sortir par la fente comprise entre le bord antérieur des maxillipèdes postérieurs, légèrement abaissés, et l'endostome.

A des intervalles de temps assez rapprochés, on constate, que l'on regarde l'avant ou l'arrière, ou même l'intérieur de la cavité branchiale par transparence, un renversement ou tout au moins un arrêt du courant respiratoire.

Comme les mouvements du scaphognathite sont excessivement rapides, il est assez difficile d'apprécier les changements d'allure de cet organe, surtout que les renversements coïncident en général avec les mouvements des maxillipèdes, souvent avec ceux des pattes thoraciques, quelquefois avec les battements de l'abdomen, comme cela se passe chez les Palémons. En examinant par transparence à travers la carapace les courants internes, les faits sont plus nets ; les courants qui naissent dans les intervalles des pattes montent le long des flancs épiméraux, en s'affaiblissant, car l'eau filtre à travers l'épaisseur des branchies, pour constituer ensuite des courants d'arrière en avant au-dessus d'elles ; or, de temps en temps on voit, soit les courants ascendants profonds, soit les courants antéro-postérieurs superficiels changer de sens, et cela souvent sans que les épipodites interviennent.

Exp. *Megalopa* provenant d'une pêche pélagique entre St-Vaast et Tatihou. 6 août 1897. Verre de montre. Eau additionnée d'une très petite quantité d'encre de Chine. Examen avec un microscope Leitz $\frac{Obj.\ 2}{Oc.\ 4}$. Echelle spéciale (1 m. = 4 cm.).

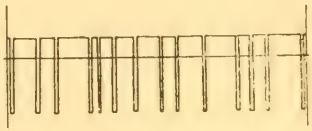


Fig. 40. — *Megalopa* (1 minute).

On voit que dans ces conditions, il y a *en moyenne 10 renversements prononcés par minute, d'une durée d'une seconde environ.*

L'eau est chassée en arrière par la fente du branchiostégite à une grande distance.

Nous retrouvons donc l'allure respiratoire des *Virbius* chez des larves qui en ont l'activité.

2° *Expériences sur des* Carcinus mænas Pennant *de taille moyenne (2 cm.) placés dans une cuvette à fond de sable* (septembre 1897). — L'une de ces expériences a été faite le 8 septembre sur un Crabe provenant des rochers de la Bécue près de la jetée de St-Vaast.

Le Crabe est placé dans une cuvette avec une couche de sable légèrement vaseux (recueilli à la Bécue) de 1 pouce d'épaisseur, surmontée d'un peu d'eau (aérée, 17°).

Il s'enfouit immédiatement, et il se forme en avant du front une sorte de fossé, dont les extrémités sont façonnées en entonnoirs au moyen des antennes externes mobiles, entonnoirs par où s'échappent les courants expirateurs. *4 fois par minute en moyenne, le courant subit un renversement suivi d'un arrêt ; la cessation du courant normal dure suivant le cas de 1 à 20 secondes*

Exp. Conditions indiquées. Durée : 10 m.

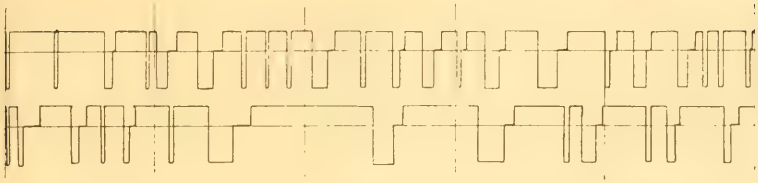


Fig. 41. — *Carcinus mœnas* Pennant, enfoui dans le sable.

3° *Observations sur des* Carcinus *vivant au milieu de la vase.* — On observe fréquemment des Carcins qui s'enfouissent dans le sable fin ; il en est qui vivent au milieu de la vase. Entre la Hougue et Morsalines (Manche), dans la région dite du *Cul de Loup*, les fonds vaseux abondent. Le Cul de Loup n'est recouvert complètement par la mer que lors de grandes marées ; des îlots de verdure s'élèvent au-dessus de cuvettes et de couloirs vaseux ; sur le pourtour des îlots la limite de l'eau lors de la grande marée précédente est marquée par une ligne sinueuse due à l'accumulation de carapaces blanchies de Carcins. A morte eau, sur la vase qui n'a pas été recouverte par l'eau depuis quelques jours, on voit çà et là des cadavres de Crabes plus ou moins embourbés ; dans l'eau qui reste au fond des cuvettes et des couloirs se promènent des Crabes de différentes tailles ; ils se terrent rapidement quand on les menace.

J'ai capturé trois de ces *Carcinus* avec de la boue du fond, boue noire, à émanations putrides, et j'ai placé le tout dans une cuvette de verre. Voici comment ils se comportent. Tout d'abord ils s'agitent ; par instants c'est de l'eau boueuse qui sort par les orifices antérieurs, mais le plus souvent c'est de l'air qui, aspiré par ces mêmes orifices, sort par les intervalles des coxa thoraciques. Le lendemain, dans cette eau aux odeurs pestilentielles, un des Crabes est mort ; les autres maintiennent leur corps beaucoup au-dessus de la vase qui s'est déposée ; le courant respiratoire est presque toujours renversé, ce qui détermine l'aspiration de l'eau pure ou de l'air en nature dans la chambre branchiale, et l'aération de l'eau ; plusieurs fois par minute, on voit cependant un flot d'eau boueuse sortir par l'avant ; les pattes-mâchoires et les fouets nettoyeurs s'agitent sans cesse.

Ainsi *quand les* Carcinus *sont dans le sable, dans la vase, le scaphognathite change fréquemment d'allure ; il renverse, pour un temps plus ou moins long, le sens de ses mouvements ;* par suite *l'eau pure de la surface et l'air sont aspirés dans la chambre branchiale*, l'air qui est l'agent respiratoire et assainissant par excellence. Malgré une mortalité considérable, surtout parmi les jeunes qui n'ont pas acquis encore ces longs renversements, beaucoup cependant résistent.

4° *Expériences sur des* Carcinus *de tailles diverses placés mi-partie dans l'eau, mi-partie dans l'air.* — Les Crabes sont disposés dans une cuvette de verre avec une couche d'eau de faible épaisseur.

Exp. *Crabe de 2cm,5*, provenant des sables de la Hougue. St-Vaast. 6 septembre 1897. Eau aérée. 17°. Durée : 10 m.

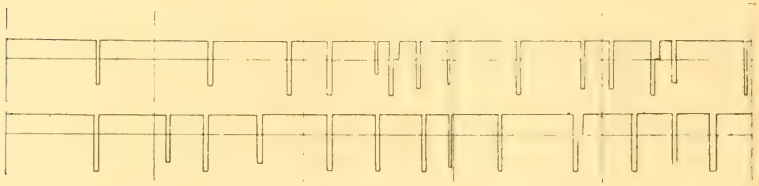


Fig. 42. — *Carcinus mænas* Pennant, des sables ; petite taille.

Il y a *environ trois renversements par minute ; chaque renversement a une durée de 2 à 4 secondes.*

Exp. *Crabe de 5 cm*, même provenance. 4 septembre 1897. Eau aérée. 17°. Durée : 10 m.

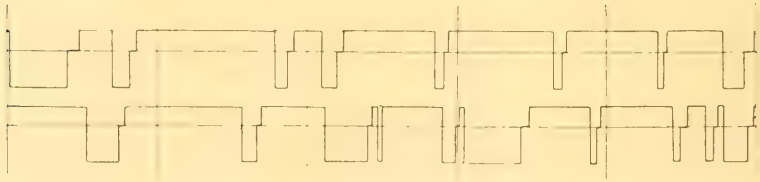


Fig. 43. — *Carcinus mænas* Pennant, des sables ; grande taille.

Il y a en moyenne 2 renversements par minute ; mais chaque *renversement dure en moyenne 20 secondes.*

5° *Expériences du même ordre avec des Crabes d'un autre habitat.* — Les très nombreuses expériences que j'ai faites et qui concordent avec les précédentes ont été effectuées sur des Crabes des fonds sableux de la Hougue. Avec ceux provenant de la côte rocheuse de Gatteville j'ai obtenu des résultats différents.

Exp. sur un *Crabe de 6 cent.* provenant des rochers de Gatteville. 24 septembre 1897. Même eau que dans les expériences précédentes. Durée : 10 m.

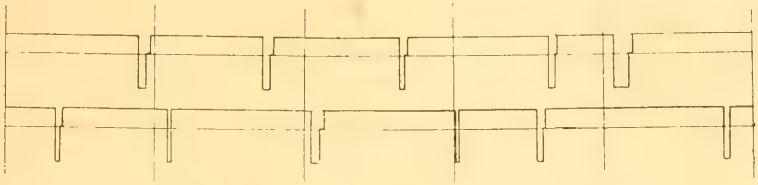


Fig. 44. — *Carcinus mænas* Pennant, des rochers ; grande taille.

En moyenne, seulement un renversement par minute d'une durée de 5 secondes.

Résumé. — En désignant par i le nombre moyen d'inversions par minute, et par r le rapport de la durée de la circulation inverse ou nulle à la durée de l'observation, on a :

	i	r
Mégalope	10	$\frac{10}{1.000}$
Carcins 2 cm. La Bécue. Sable vaseux	4	$\frac{700}{1.000}$
Carcins Var. Le Cul de Loup. Vase	»	$\frac{N}{1.000}$
Carcins 2 cm., 5. La Hougue. Air	3	$\frac{87}{1.000}$
Carcins 5 cm.. La Hougue. Air	2	$\frac{315}{1.000}$
	1,5	$\frac{239}{1.000}$
Carcins 5 cm.. Gatteville. Air	1	$\frac{64}{1.000}$

Ainsi l'allure du scaphognathite est essentiellement variable ; elle est fonction de la taille, de l'habitat, des conditions actuelles dans lesquelles se trouve le Crabe et des conditions dans lesquelles il s'est développé. Chez les jeunes ce sont d'abord des chasses d'eau en arrière comparables à celles des Macroures actifs et de petite taille *(Virbius)*. A mesure que l'animal s'adapte à la vie fouisseuse, à la vie aérienne, l'allure du scaphognathite change plus ou moins ; il y a moins d'inversions, mais la durée en est plus longue, et, comme le scaphognathite s'affaiblit, les chasses et les renversements en arrière s'affaiblissent aussi ; ce changement est peu de chose chez un Crabe de Gatteville, qui a vécu toujours dans les eaux pures au milieu des roches profondes ; il est beaucoup plus considérable chez un Crabe de St-Vaast qui a vécu dans des détroits sablo-vaseux qui découvrent facilement, et aussi dans des eaux impures. Au fur et à mesure que l'animal grandit, il *acquiert* un nouveau mode respiratoire, en harmonie avec le genre de vie qu'ont mené ses ancêtres et avec celui qu'il va mener. Les jeunes Carcins qui s'engagent trop tôt dans les vases du Cul-de-Loup périssent en grand nombre.

Voilà ce que l'on peut observer sur le *Carcinus mœnas* Pennant, ce Crabe qui pullule sur nos côtes rocheuses, sableuses et vaseuses, qui est capable de s'adapter à tous les habitats, grâce précisément à cette faculté remarquable de pouvoir renverser pour un temps plus ou moins long le sens du courant respiratoire.

Nous sommes loin, on le voit, des observations de Garstang, inspirées par des idées théoriques, fausses quoique très séduisantes. En mars 1897, cet auteur décrit le renversement chez le *Portumnus nasutus* Latr., forme fouisseuse qui pour un œil encore peu exercé pourrait paraître une variété anormale d'un jeune *Carcinus*. Le caractère spécifique du *Portumnus nasutus* Latr. est le front projeté en avant entre les cavités orbitaires : « ce lobe interorbital est similaire, dit Garstang, de la protubérance frontale des *Carcinus mœnas* au stade *Megalopa* » ; il est, ajoute-t-il, corrélatif du phénomène du renversement, et, comme chez les *Carcinus mœnas* Pennant adultes ce caractère est perdu, le renversement n'existe plus !!

Pour moi, les renversements (fréquence, durée, force), sont fonction de l'activité de l'animal, des agents mécaniques (sable, vase, etc.) et chimiques (aération et pureté de l'eau) du milieu extérieur, de l'habitat en un mot.

Expériences effectuées à Wimereux et à Boulogne-sur-Mer. — Des expériences effectuées à Wimereux m'ont permis de me rendre compte de l'influence des agents chimiques (CO^2) et des réflexes nerveux.

1° Un Crabe qui ne présente que des renversements espacés et courts dans une eau très pure se met à présenter des renversements prolongés dans une eau chargée d'acide carbonique ; l'effet est immédiat.

Ceci prouve que *l'influence de l'asphyxie et des agents chimiques (boue fétide) se fait très bien sentir sur le scaphognathite des* Carcinus.

2° Le scaphognathite d'un Crabe est mis à nu (ce qui produit un arrêt de l'organe d'environ 5 m., des deux côtés ; au bout d'un quart d'heure seulement la régularité des mouvements est retrouvée) ; de temps en temps on émerge les poils qui garnissent le bord antérieur des maxillipèdes postérieurs, les mouvements sont accélérés et les renversements deviennent plus fréquents et plus prolongés.

Ceci nous explique la production des renversements qui entraînent le barbotement de l'air dans la chambre branchiale, — en partie du moins, car l'ablation des pattes-mâchoires ne supprime pas les renversements.

Le rôle avertisseur des poils des maxillipèdes est curieux à rapprocher de celui des mêmes poils chez les Corystidés ; ces poils peuvent être impressionnés, ou par l'oxygène de l'air, ou par l'attouchement de grains de sable.

Nous entrevoyons donc chez les Carcinus, *à côté de l'influence de l'habitat, et de l'activité, celle des agents chimiques, endogènes et exogènes. Cette dernière influence se placera au premier plan chez les Grapses* (Voir plus loin).

§ 8. — Persistance des renversements prolongés chez les Portunidés et les Xanthidés. Vie fouisseuse et vie subaérienne.

Chez les Portunidés et les Xanthidés, on retrouve plus ou moins les renversements prolongés des Corystidés et des Carcinidés ;

Ortmann attribue une origine corystidienne aux Portudinés et aux Xanthidés ; pour le moment je ne discuterai pas cette opinion.

A) Portunidés. — Des renversements prononcés et prolongés ne doivent pas nous étonner chez des formes aussi actives que les Portunidés qui adoptent la vie fouisseuse et la vie subaérienne si facilement.

Portunidés exclusivement fouisseurs. — J'ai observé le *Portumnus variegatus* Leach à Arcachon et à Wimereux. Cette forme a bien les caractères corystidiens, et son scaphognathite a la même allure que chez les *Atelecyclus*. Quand l'animal est dans le sable, l'inversion du courant respiratoire est presque constante ; parfois cependant on voit sortir une bouffée d'eau jaunâtre par les orifices antérieurs. Dans un aquarium, les *Portumnus variegatus* Leach meurent rapidement si on ne les laisse pas aller respirer l'air en nature ; en général ils viennent à la surface de façon à émerger l'orifice inspirateur le plus important, celui qui est situé entre le coxa des pattes 4 et 5. Cependant quand le Crabe repose sur du sable humide, on observe fréquemment la sortie de bulles d'air par le même orifice ; le Crabe respire alors l'air à la façon d'un *Carcinus mœnas* Pennant.

Portunidés franchement pélagiques. — Je n'ai pu les étudier ; la disposition corystidienne de la bouche me fait penser que ces animaux, du moins dans leur période d'activité, doivent présenter des inversions prolongées.

Portunidés littoraux et migrateurs (Portunes et Polybies).

1 Portunes. — Les Portunes nageurs ont des migrations plus étendues que celles des *Carcinus*, tant en surface qu'en profondeur. J'ai recueilli des *Portunus arcuatus* Leach à la Hougue dans le voisinage des *Carcinus mœnas* Pennant sur lesquels j'ai fait les expériences relatées plus haut ; dans cette localité ils se tapissent dans la vase sous les pierres. J'ai rencontré à l'extrême pointe de la Hougue, au milieu des roches, des *Portunus puber* L. venant du large. Enfin dans les fonds de chalut, j'ai ramassé fréquemment des *P. depurator* L. Ces divers Portunes se comportent les uns et les autres de façons très différentes.

Les *Portunus arcuatus* LEACH, qui choisissent, au moins à certaines périodes de leur existence, un habitat comparable à celui des *Carcinus*, ont un scaphognathite qui se comporte comme celui de ces Crabes. Les *renversements sont très nets et prolongés*. En déposant du carmin d'une façon continue devant la partie antérieure de la fente du branchiostégite, on arrive quelquefois à déterminer un renversement presque continu, qui n'est interrompu que par quelques chasses en avant.

Le scaphognathite est très instable, très sensible aux attouchements périphériques (poudre de carmin); il y a des périodes où prédomine le courant direct, d'autres où prédomine le courant inverse; dans les premières, il y a des chasses en arrière d'assez longue durée, 10-20 secondes; dans les secondes, des chasses en avant, d'une durée très courte en général.

J'ai eu les mêmes résultats avec des *Portunus arcuatus* LEACH des eaux impures du passage du Vieux Port de Marseille.

Si l'on opère avec le carmin chez un *Portunus puber* L., on constate que 2 ou 3 fois par minute il se fait par la fente inspiratrice une projection de carmin qui s'élève dans l'eau, mais cela dure chaque fois à peine quelques secondes.

Enfin avec le *Portunus depurator* L. les chasses de carmin sont très espacées et de courte durée.

C'est par des *excitants mécaniques* que l'on arrive à produire les renversements et les chasses en arrière chez les divers Portunes; il est à remarquer que ces animaux ne respirent pas l'air en nature, comme les *Carcinus* et les Grapses, qui eux sont surtout sensibles aux *excitants chimiques*.

L'allure du scaphognathite d'un Portune est en rapport avec la nature du fond sur lequel l'animal vit.

Les *Portunus arcuatus* LEACH arrivent parfois jusqu'à fleur d'eau et vivent sous les rochers boueux; ils habitent aussi les îlots vaseux des profondeurs; chez les uns et chez les autres, les renversements sont prolongés.

Les *Portunus corrugatus* PENNANT, que j'ai étudiés à Endoume (1er octobre 1899), vivent en bandes dans les prairies profondes, et apparaissent surtout à certains moments; ils se déplacent dans des régions où il y a beaucoup d'îlots vaseux; ils comptent parmi les rares espèces de profondeur chez lesquelles on peut déterminer des renversements prolongés.

Il n'est guère naturel d'employer la méthode des émersions chez un animal de profondeur ; mais pour un animal qui vit dans la vase, on peut employer le carmin. Les *Portunus corrugatus* PENNANT sont d'une extrême sensibilité aux dépôts de carmin effectués le long du bord du branchéostégite; le renversement se produit presque instantanément, accompagné des mouvements des épipodites, et peut persister un certain temps ; souvent les endopodites et les exopodites des pattes-mâchoires entrent en mouvement, ainsi que les pattes, en particulier les deuxièmes.

Le renversement n'est pas dû aux mouvements des épipodites, ni aux autres mouvements réactionnels ; il suffit de maintenir immobiles les divers appendices pour s'en rendre compte ; on obtient *des renversements instantanés et prolongés*, surtout si l'on continue à déposer du carmin.

EXP. *Portunus corrugatus* PENNANT, ♀ tigrée. Marseille, 1er octobre 1899. Tube de verre. Eau carminée faible. Durée : 7m.

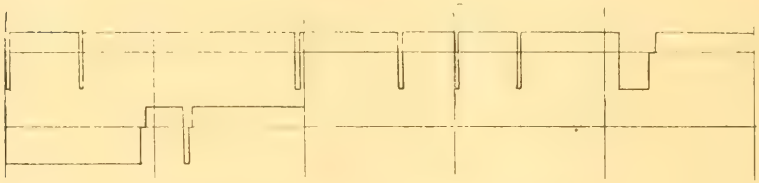


FIG. 45. — *Portunus corrugatus* PENNANT.

Il y a tantôt des chasses violentes espacées et courtes, tantôt des renversements prolongés.

Avec l'encre, on obtient des résultats analogues.

Si l'on maintient les épipodites, et si on dépose une goutte d'encre dans le voisinage de l'entrée de l'eau, on voit celle-ci s'effiler et pénétrer, mais bientôt il y a rejet violent en arrière, puis reprise ; les chasses se reproduisant de temps en temps.

2. Polybies. — Les Polybies que j'ai observées à Arcachon venaient du large (Voir Ch. I). Avec le carmin, j'ai constaté des chasses en arrière, plus ou moins accentuées, à intervalles très irréguliers ; mais ces chasses ayant coïncidé toujours avec un mouvement brusque de l'épipodite interne, je ne sais pas au juste quelle est sa nature.

Résumé.— *A mesure que les Portunidés quittent le sable et la vase, les chasses en arrière s'espacent, deviennent irrégulières et s'atténuent (les formes pélagiques non comprises).*

B) Xanthidés.— Je n'ai pu examiner que les Xanthes (*Xantho floridus* Montagu et *X. rivulosus* Risso), les *Pilumnus* (*Pilumnus hirtellus* L. et *P. spinifer* M.-Edw.), les Eriphies (*Eriphia spinifrons* Herbst).

1. Xanthes. — Mes observations ont porté sur les Xanthes qui vivent dans les eaux superficielles de la rade de Toulon, devant Tamaris, à savoir les *Xantho rivulosus* Risso et *floridus* Montagu. Les uns et les autres peuvent présenter *des renversements assez prolongés.*.

Expériences sur les Xantho rivulosus Risso *(Tamaris, 7 septembre 1899).* — Les *Xantho rivulosus* Risso, verdâtres, vivent communément sous les pierres à fleur d'eau ; ils paraissent peu actifs pour des Crabes littoraux ; souvent ils relèvent la partie postérieure de leur corps de manière à laisser pénétrer l'eau aérée de la surface par les orifices postérieurs, les cinquièmes pattes glissent alors sur l'arrière de la carapace ; cette attitude s'observe surtout quand l'eau est chargée d'acide carbonique. Placés dans l'*eau carminée,* les *Xantho rivulosus* Risso présentent des chasses en arrière, très courtes, environ une fois par minute. Placés *mi-partie dans l'eau, mi-partie dans l'air,* ils présentent des renversements de quelques secondes, d'autant plus rapprochés et plus longs que l'eau est plus chargée d'acide carbonique.

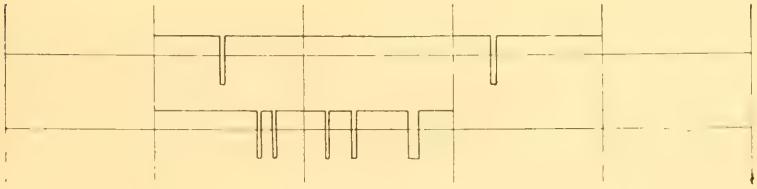


Fig. 46-47. — *Xantho rivulosus* Risso.

La fig. 46 correspond à une expérience exécutée dans l'eau pure, la fig. 47 à une expérience dans de l'eau chargée d'acide carbonique.

L'attitude du Crabe a aussi son influence.

Les fig. 48-49 ont été obtenues sur le même individu, dans la même eau, mais en tenant celui-ci de deux manières différentes, ou par la pince (48), ou en appuyant sur le dos (49).

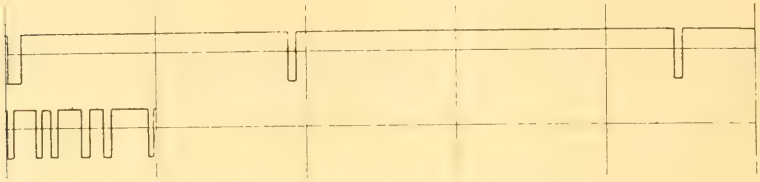


Fig. 48-49. — *Xantho rivulosus* Risso.

Le Crabe peut prendre librement deux attitudes : l'*attitude de la défense* (pinces en extension, pattes-mâchoires externes assez rapprochées du cadre buccal), et l'*attitude de la marche* (pinces fléchies, pattes-mâchoires plus ou moins éloignées et mobiles) ; dans le premier cas, le courant est direct et presque continu ; il se produit une chasse en arrière toutes les minutes environ ; dans le deuxième cas, on observe des périodes de courant direct, mais aussi des périodes où les renversements sont fréquents et d'assez longue durée ; pendant les renversements, les pattes-mâchoires s'abaissent, entraînant les lacini poilues qui limitent les orifices respiratoires.

Expériences sur les Xantho floridus Montagu. (Tamaris, 8 septembre 1899).

Exp. *Xantho floridus* Montagu, de taille moyenne. Racines des *Posidonia*. 8 septembre 1899. Eau pure. Cristallisoir. Durée : 10 m.

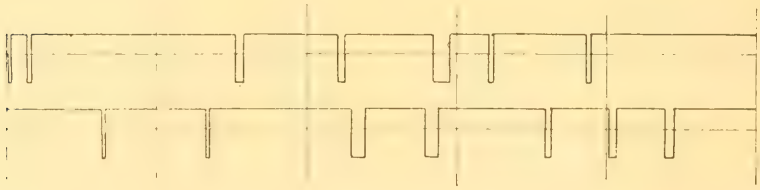


Fig. 50. — *Xantho floridus* Montagu.

Ici encore on constate l'influence de l'extension des pinces et des mouvements du Crabe (Pinces demi-fléchies pendant les 4 premières

minutes, en extension pendant les 3 minutes suivantes ; agitation des appendices dans les 3 dernières minutes).

En résumé, *les Xanthes présentent des renversements prolongés, ou bien quand ils sont dans l'attitude de la marche, ou bien quand ils marchent effectivement en remuant les pattes.*

2. *Pilumnus.*— J'ai observé les *Pilumnus hirtellus* L. à St-Vaast et à Wimereux, et les *Pilumnus spinifer* M.-Edw. à Endoume.

J'ai constaté un contraste remarquable entre le scaphognathite des *Pilumnus hirtellus* L. de St-Vaast et celui des mêmes animaux à Wimereux. L'habitat et le mode de vie sont en effet différents dans les deux localités : à St-Vaast, les *Pilumnus* vivent dans la boue, sous les rochers, et sont libres ; à Wimereux, ils sont engagés le plus souvent dans les cavités des blocs d'Hermelles et sont forcément sédentaires. Or, à St-Vaast, contrairement à Wimereux, les chasses en arrière peuvent être déterminées assez facilement par le dépôt de carmin.

Expériences faites à St-Vaast (septembre 1897).— Si on dépose le carmin devant l'orifice inspirateur de M.-Edw., il y pénètre, mais de temps en temps il se produit des bouffées colorées vers l'arrière ; le phénomène est moins apparent au niveau de l'orifice situé entre les coxas des premières et deuxièmes pattes, et encore moins accentué au niveau de l'orifice suivant ; on ne fait plus que soupçonner le renversement au niveau de l'orifice postérieur, qui correspond à celui des *Cancer*.

Expériences faites à Wimereux (août 1899).— Les mouvements qui contribuent au nettoyage de la cavité branchiale sont très fréquents, mais malgré cela les renversements ne sont pas sensibles.

J'attribue cette différence à la *sédentarité* ; on aurait pu également l'attribuer à la pureté de l'eau, car les Lamellibranches, qui purifient l'eau, comme l'a montré Viallanes, sont très nombreux dans les roches d'Hermelles.

Les *Pilumnus spinifer* M.-Edw., du Broundo de Marseille, placés dans un tube avec de l'eau carminée, n'ont présenté qu'une chasse par minute et faible.

Ainsi *chez les* Pilumnus, *qui ont des tendances à la sédentarité, les renversements prolongés n'existent pas, et les chasses en arrière s'affaiblissent.*

3. Eriphies. — Chez les Eriphies, les renversements sont prononcés et déterminent le barbotement de l'air dans la chambre branchiale. Je l'ai constaté à Arcachon, puis à Endoume.

Exp. *Eriphia spinifrons* Herbst, ♀ de taille moyenne. Rochers d'Endoume. 24 septembre 1899.

Eau pure. Cristallisoir. Durée 5 minutes.
Eau impure. Durée 5 minutes.

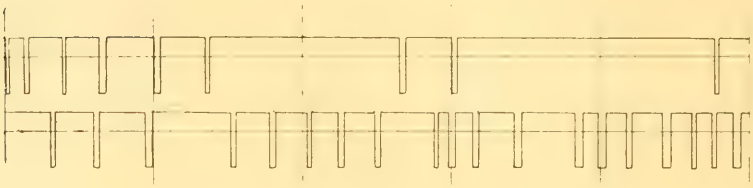


Fig. 51. — *Eriphia spinifrons* Herbst, d'abord dans de l'eau pure (1re ligne), puis dans de l'eau impure (2e ligne).

Les graphiques ont été obtenus avec une demi-émersion.

Dans l'air, il y a une alternance assez irrégulière de courants directs et de courants inverses.

Ainsi *chez les Eriphies, les renversements expliquent l'adaptation à la vie aérienne.*

Résumé. — *Chez les Xanthidés les renversements sont assez variables ; prolongés chez les Xanthes marcheurs, ils s'atténuent chez les* Pilumnus *sédentaires.*

Les Eriphies nous conduisent aux Grapses, dont l'adaptation à la vie aérienne peut s'expliquer par des renversements prolongés.

§ 9. — De l'influence des agents chimiques sur le scaphognathite du *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius.

Les Grapses qui vivent à la fois dans l'air et dans l'eau, grâce à des renversements prolongés du courant respiratoire, et qui ont une activité prodigieuse, mais discontinue, sont des sujets merveilleux pour l'étude de l'influence des agents chimiques sur le scaphognathite.

J'ai étudié successivement l'influence des produits d'excrétion de l'animal, celle des poisons de la fatigue, celle de la salure de l'eau, celle du degré d'acidité ou d'alcalinité; j'ai comparé divers alcalis, et mis en évidence le rôle tout particulier de l'ammoniaque; toutes ces expériences ont été effectuées au laboratoire d'Endoume, en septembre 1899.

1. Influence des produits d'excrétion de l'animal.— Exp. Grapse ♀, de petite taille, non parasité. 20 septembre. Alternativement eau pure et eau dans laquelle l'animal a séjourné depuis la veille; même température, 20° C. Durée : 20 m.

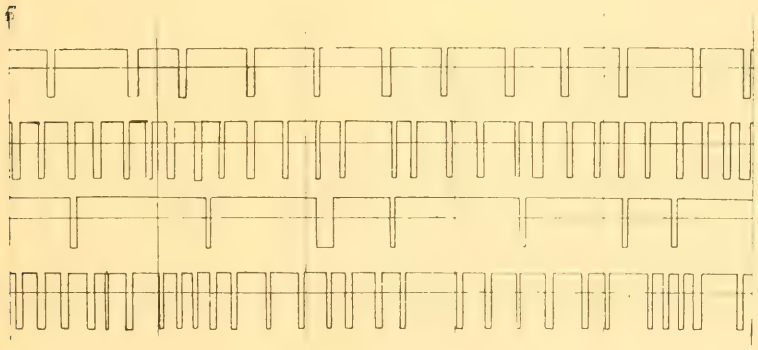


Fig. 52. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., alternativement dans de l'eau pure (1re et 3e ligne) et dans de l'eau contenant les produits d'excrétion (2e et 4e ligne).

Exp. Grapse ♀, de petite taille, parasité. 20 septembre. Eau pure et eau de la veille aérée; quantité de CO^2 peu différente

(1^{cc}, 2 et 1^{cc}, 4 eau de baryte pour 20^{cc} eau de mer) 20° C. Durée : 20 m.

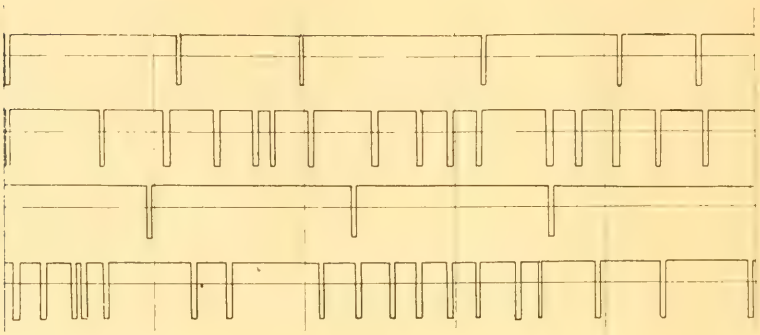


Fig. 53. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., alternativement dans de l'eau pure et dans de l'eau contenant les produits d'excrétion (quantités de CO^2 peu différentes).

Les produits d'excrétion de l'animal ont pour effet d'augmenter la fréquence et peut-être aussi l'intensité des renversements respiratoires.

2. Influence de l'acide carbonique. — Si on insuffle de l'acide carbonique dans l'eau les effets sont beaucoup plus prononcés.

Exp. Grapse ♀, de moyenne taille, non parasité. 20 septembre. Eau pure et eau + CO^2. Durée : 2 × 5 m.

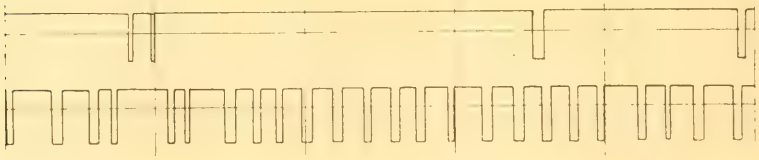


Fig. 54. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., successivement dans de l'eau pure (1re ligne) et dans de l'eau chargée de CO^2 (2e ligne).

3. Influence des poisons de la fatigue.—Il suffit de faire courir un Grapse quelques instants pour augmenter souvent d'une manière notable la fréquence des renversements.

Exp. Grapse ♂, de moyenne taille, non parasité. 21 septembre.

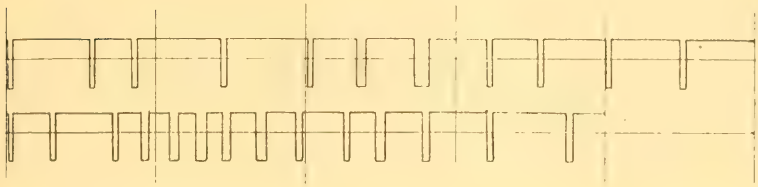


Fig. 55. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., avant d'avoir couru (1re ligne) après avoir couru (2e ligne).

Exp. Grapse ♀, de petite taille, non parasité, teinte claire. 23 septembre.

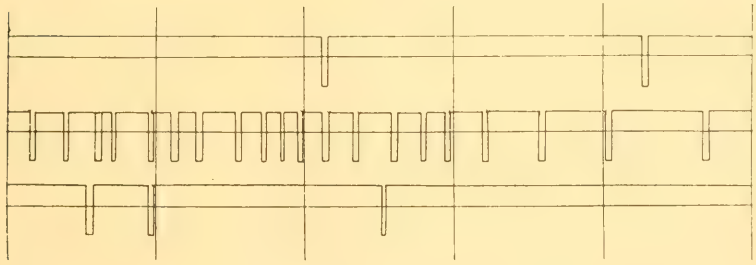


Fig. 56. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., avant d'avoir couru (1re ligne) après avoir couru (2e et 3e lignes).

4. Influence de la désalure progressive. — Exp. Grapse ♀, de petite taille, non parasité, teinte claire. 23 septembre.

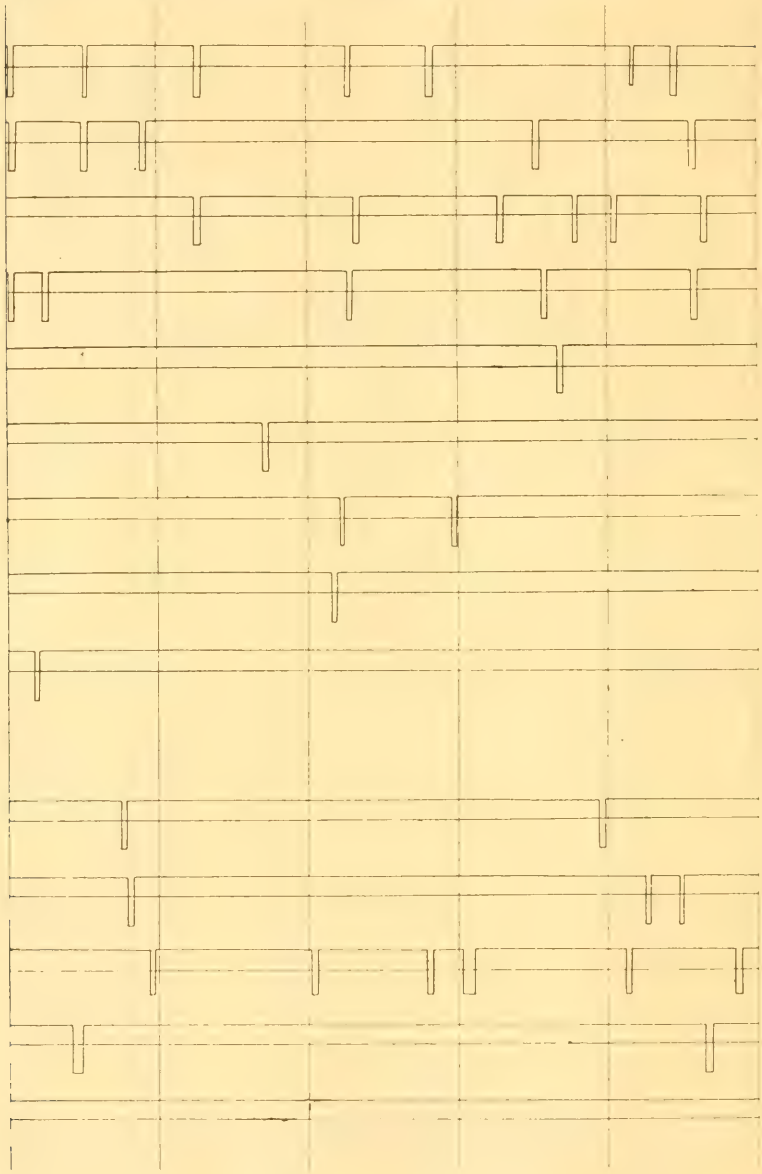


Fig. 57. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., d'abord dans de l'eau désalée progressivement (9 premières lignes), puis dans de l'eau de mer pure (3 lignes suivantes), enfin dans de l'eau douce (2 dernières lignes).

J'ai ajouté successivement : 1, 2, 3, 4, 5, 6 dixièmes d'eau douce à l'eau de mer (lignes 2, 3, 4, 5, 6, 7) ; puis j'ai plongé l'animal dans de l'eau de mer pure (lignes 8 et 9).

De l'eau douce aérée a été ajoutée à de l'eau de mer parfaitement aérée par dixièmes successifs ; le nombre des renversements a diminué ; il s'est abaissé dans le rapport de 7 à 1.

Après avoir séjourné quelque temps dans l'eau douce, le Crabe a été replacé dans de l'eau de mer ; dans l'espace de 15 minutes, les renversements sont redevenus aussi fréquents qu'au début. L'effet n'est *pas immédiat* comme par l'acide carbonique ; il faut sans doute que le sang subisse une modification dans la salure.

5. Influence simultanée de la fatigue et de la désalure. — Exp. Même Grapse que dans les deux expériences précédentes. 24 septembre.

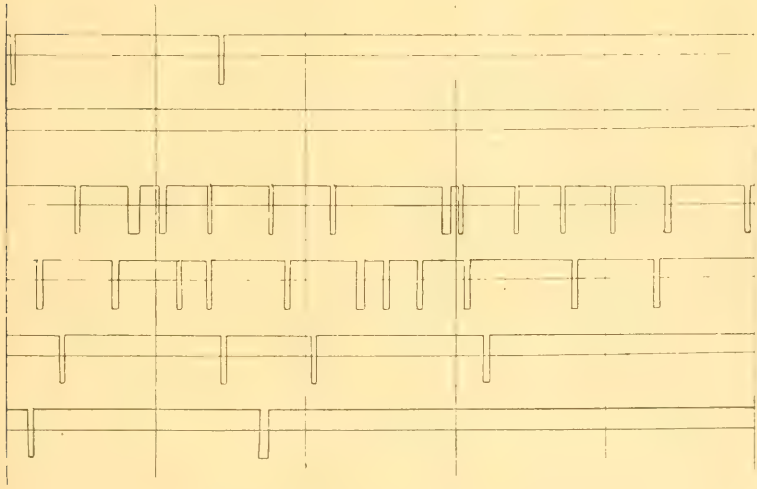


Fig. 58. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., dans de l'eau douce, avant d'avoir couru (2 premières lignes) et après avoir couru (4 dernières lignes = 20 m.).

Dans l'eau désalée, l'effet de la fatigue est moins intense, mais semble de plus longue durée. Il suffit de comparer le graphique ci-dessus à celui de la figure 56, pour voir que les renversements après la course sont loin d'être aussi nombreux dans le 2e cas que dans le 1er, mais qu'il persistent en revanche plus longtemps.

Cette expérience a une portée générale.

Les Grapses des calangues de la côte de Provence vivent habituellement dans des eaux fortement désalées, et il n'est pas étonnant que chez eux les sels de l'eau de mer aient une action sur le scaphognathite identique à celle de substances toxiques (CO^2, produits d'excrétion, poisons de la fatigue).

Or, les poisons dans l'organisme ajoutent leurs effets, s'exaltent réciproquement.

Donc en supprimant un des poisons, NaCl, on diminue l'effet des autres poisons (poisons de la fatigue).

Cependant dans l'eau pure, l'effet de la fatigue persiste plus longtemps, cela tient sans doute à ce que l'animal lutte contre la désalure, et élimine par suite moins vite les poisons développés dans l'organisme.

6. Influence de la chaux et de l'ammoniaque. — De petites quantités d'eau de chaux diminuent la fréquence des renversements, sans doute par suite de la neutralisation de l'acide carbonique contenu dans l'eau de mer.

Exp. Grapse ♂ vigoureux, non parasité. 29 septembre. Eau de mer pure à 18°, et ensuite eau additionnée de 5 % d'eau de chaux.

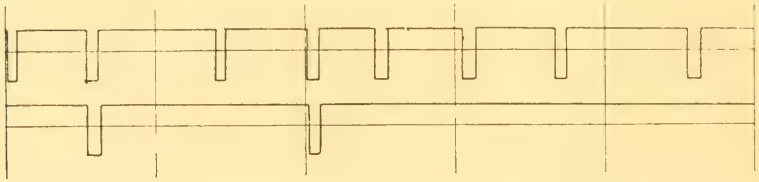


Fig. 59. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., d'abord dans de l'eau pure (1re ligne), puis dans de l'eau additionnée de 5 % de chaux (2e ligne).

Des quantités d'eau de chaux plus considérables entraînent une sorte de mouvement de va-et-vient régulier de l'eau dans la chambre branchiale.

Exp. Même Grapse que dans l'expérience précédente. 29 septembre. Eau de mer pure, et ensuite additionnée de 30 % d'eau de chaux.

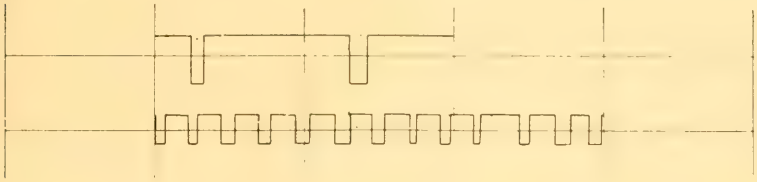


Fig. 60. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., d'abord dans de l'eau pure (1re ligne), ensuite dans de l'eau additionnée de 30 % de chaux (2e ligne).

VI gouttes d'une dissolution ammoniacale dans un litre d'eau de mer produisent instantanément le même résultat ; après un séjour prolongé ou pour de plus fortes doses d'ammoniaque, le mouvement du scaphognathite devient tout à fait spasmodique.

Exp. Grapse ♂ vigoureux, non parasité. 28 septembre. Eau de mer pure, puis additionnée : 1° de VI g. d'ammoniaque ; 2° de XIV g.

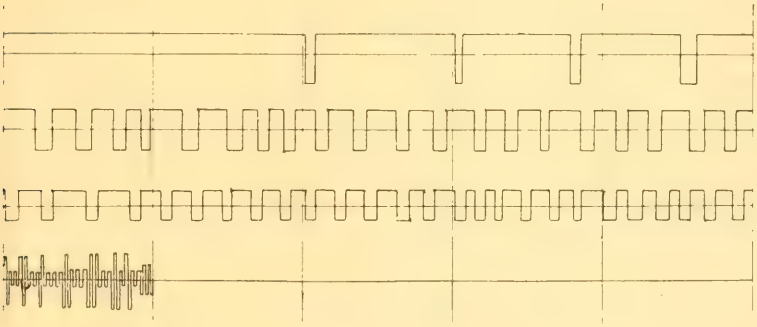


Fig. 61. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr. : 1° dans de l'eau pure ; 2° dans de l'eau additionnée de VI g. Az H^3 ; 3° dans de l'eau additionnée de XIV g. ; 4° après un séjour prolongé dans cette eau.

En résumé, chez les Grapses qui sont des Crabes très actifs et qui se fatiguent vite, le scaphognathite est très sensible aux agents chimiques, et en particulier à l'acide carbonique et à l'ammoniaque. Tandis que l'acide carbonique augmente l'amplitude des mouvements

du scaphognathite, l'ammoniaque a l'effet contraire ; l'un et l'autre de ces agents chimiques augmentent la fréquence des renversements, mais l'ammoniaque conduit rapidement à une sorte de mouvement oscillatoire spasmodique, rappelant celui présenté par certains Crabes des profondeurs.

§ 10. — De l'influence de la sédentarité sur le scaphognathite des Oxyrhynques.

Chez les Oxyrhynques, animaux sédentaires, le scaphognathite présente une constance d'allure assez remarquable.

Seuls les *Stenorhynchus phalangium* Pennant, qui sont doués d'une certaine activité, ont des renversements facilement observables.

Exp. *Stenorhynchus phalangium* Pennant. La Hougue. 1er octobre 1897. Tube de verre = 1 cent. × 7 cent. Eau de mer légèrement carminée.

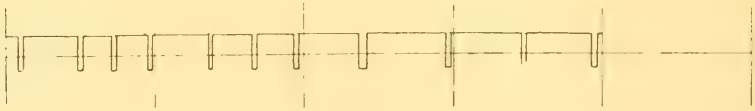


Fig. 62. — *Stenorhynchus phalangium* Pennant.

J'ai retrouvé également les renversements, mais très espacés et affaiblis chez un *Inachus thoracicus* Roux, recueilli à Endoume.

Exp. *Inachus thoracicus* Roux. Endoume. 21 septembre 1899.

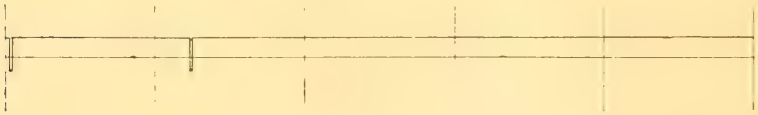


Fig. 63. — *Inachus thoracicus* Roux.

Un examen attentif du scaphognathite des diverses espèces d'Oxyrhynques révèle cependant certaines irrégularités dans l'allure de cet organe : périodiquement on constate des battements

anormaux, des sortes de *faux-pas* du scaphognathite, pour employer une expression usitée en médecine.

Chez certains *Pisa tetraodon* PENNANT, ces faux-pas correspondent à des arrêts du courant respiratoire ; ils se répètent en moyenne 9 fois par minute.

EXP. *Pisa tetraodon* PENNANT habillé d'Algues. Marseille. Bordure coralligène de la calangue du cap Croix. 28 septembre 1899. Orifices expirateurs légèrement émergés ; scaphognathite mis à découvert.

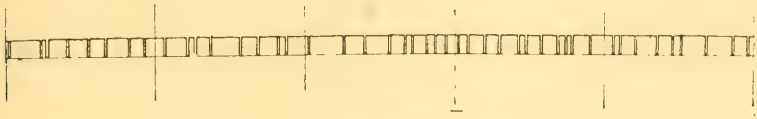


FIG. 64. — *Pisa tetraodon* PENNANT.

Les gros *Maia squinado* HERBST de nos côtes se prêtent particulièrement à l'observation du scaphognathite. Quand on a mis cet organe à découvert par section partielle du bord ptérygostomien, on constate, surtout quand le rythme est ralenti (65-70 battements par minute), 1° qu'après 2, 3, 4 ou 5, parfois 6 ou 7 battements ordinaires, il se produit un *faux-pas*, immédiatement suivi d'une nouvelle série de 2-5 battements ordinaires ; 2° qu'une fois par minute environ (en général quand les épipodites des 3e pattes-mâchoires remuent) il se produit de suite 8-14 battements plus rapides et modifiés de façon à entraîner un léger reflux de l'eau vers l'arrière de la chambre branchiale ; dans ce dernier cas, le mouvement ondulatoire de la lamelle respiratoire, au lieu de se propager d'arrière en avant, se propage d'avant en arrière ; ce mouvement inverse commence d'ailleurs par un léger battement du lobe antérieur de l'organe, battement qui semble assez caractéristique des *faux-pas* ; dans bien des cas ceux-ci semblent être des *battements inverses incomplets ou isolés*.

Pour terminer, je citerai le cas des *Eurynome aspera* PENNANT. (Endoume, 28 septembre 1899) qui ont la faculté d'arrêter pour un temps plus ou moins long le courant respiratoire, lorsque, sous l'influence de la peur, ils rétractent leurs pattes et, par leur immobilité, miment les concrétions calcaires des fonds dans lesquels ils vivent.

§ 11. — Des influences chimiques, mécaniques et nerveuses s'exerçant sur le scaphognathite.

Après examen de ce qui se passe dans les divers groupes de Crustacés Décapodes, on voit, comme je l'avais annoncé, que le *renversement du courant respiratoire*, dû à une modification des mouvements du scaphognathite, est un *phénomène absolument général*, mais qui se présente avec des *modalités différentes*, suivant les influences agissantes.

Ces influences sont de trois sortes : *influences chimiques, mécaniques, et nerveuses*. Les premières sont de beaucoup les plus importantes.

I. Influences chimiques.— Le scaphognathite subit l'action de poisons variés, la plupart d'origine organique, — animale, végétale ou bactérienne.

Parmi les poisons d'origine animale, il en est qui se développent dans le milieu intérieur même du Crustacé : poisons résultant de l'activité musculaire (poisons de la fatigue), CO^2 et un certain nombre d'autres produits d'excrétion, — et d'autres qui y pénètrent, après avoir été déversés dans l'eau de mer par d'autres animaux.

Parmi les poisons d'origine végétale ou bactérienne, il faut surtout citer l'ammoniaque.

Les poisons de la première catégorie détermineraient à des intervalles variables, des séries de battements du scaphognathite dirigés en sens inverse, plus intenses et plus rapides que les battements normaux, et entraînant des renversements du courant respiratoire plus ou moins prolongés.

Les poisons de la seconde catégorie détermineraient les mouvements spasmodiques de la lamelle respiratoire, d'où résultent des oscillations répétées de l'eau dans la chambre branchiale.

C'est par la considération de ces diverses intoxications qu'on peut se rendre compte de l'influence du genre de vie (activité et sédentarité) et de l'habitat (animaux littoraux, animaux des fonds) sur les mouvements respiratoires.

1° *Activité et sédentarité.* — Dans tous les groupes que j'ai passés en revue, j'ai observé un contraste frappant entre le mécanisme

respiratoire des animaux actifs et celui des animaux sédentaires.

Les *Palæmon treillianus* Risso qui nagent activement parmi les Algues du littoral méditerranéen présentent des chasses d'eau en arrière beaucoup plus fréquentes que chez les *Palæmon xiphias* Risso qui se traînent dans les prairies profondes. Quand on soumet les premiers à une asphyxie progressive, les renversements deviennent aussi fréquents que chez les *Virbius* verts dont l'activité est prodigieuse. Chez les Crevettes, les renversements se perdent d'ailleurs, à mesure que ces Crustacés, de nageurs qu'ils étaient *(Virbius, Palæmon)*, deviennent marcheurs (certains *Palæmon*), fouisseurs *(Crangon)*, ou même tout à fait sédentaires (Alphées).

On trouve une série analogue chez les Homaridés-Thalassinidés : les renversements s'accentuent et se multiplient à mesure que ces animaux s'adaptent à une vie fouisseuse active ; le maximum d'intensité et de fréquence est présenté par les Callianasses au moment où elles fouissent le sable.

J'ai donné plus haut une classification des Pagures basée sur l'activité : je rappelle seulement ici que les *Diogenes pugilator* Roux, qui s'enfouissent dans le sable avec une si grande agilité, présentent souvent des *renversements prolongés*.

On voit apparaître ceux-ci également chez les Porcellanes, les Scyllares, et certains Crabes primitifs ; des deux espèces de Porcellanes qui vivent sur nos côtes, l'une (*Porcellana longicornis* Pennant) est beaucoup plus active que l'autre (*Porcellana platycheles* Pennant) : c'est précisément celle qui présente ces renversements ; les Scyllares les acquièrent la nuit quand ils viennent nager à la surface de l'eau ; chez les Crabes primitifs, tandis que les mouvements respiratoires des Dromies (Dormeuses) présentent une constante remarquable, ceux des Corystidés fouisseurs se modifient aisément, surtout pendant les périodes d'enfouissement.

Parmi les Crabes spécialisés, on retrouve les renversements prolongés chez les Portunes, nageurs, chez les Carcins et les Grapses, connus pour leur activité, et non chez les Araignées de mer, aux mouvements si lents. Mais la démonstration la plus curieuse de l'influence de la sédentarité sur les mouvements respiratoires est fournie par le *Pilumnus hirtellus* L. : les individus qui sont libres sous les pierres et sous les roches présentent encore des renversements faciles, contrairement à ceux qui sont *emprisonnés* dans les blocs d'Hermelles.

2° *Animaux littoraux et animaux des fonds.* — Les animaux de la surface, qui vivent parmi les Algues vertes, dans des eaux chargées d'oxygène, sont en général beaucoup plus actifs que les animaux des profondeurs, et plus éprouvés que ceux-ci par les poisons de la fatigue ; les renversements prolongés qu'ils présentent expliquent l'*adaptation à la vie aérienne* de certains d'entre eux. Toutefois il arrive que des Crustacés des profondeurs soient très actifs, tels les *Portunus corrugatus* PENNANT ; ils présentent alors des renversements prolongés, comme les Portunes littoraux.

C'est là une exception : en général les animaux des profondeurs ne subissent guère d'auto-intoxications ; dans maintes localités, ils sont soumis à l'influence de poisons végétaux ou bactériens, comme l'ammoniaque ; les mouvements oscillatoires du courant respiratoire sont une des particularités les plus remarquables des Oxystomes ; ces Crabes ont besoin d'ammoniaque ; ils vivent en général dans les fonds coralligènes, mais peuvent s'adapter aux eaux superficielles quand les eaux d'égout chargées de produits ammoniacaux s'y déversent (ancien port de Marseille).

Remarque. — Chez les Crustacés soumis à l'intoxication ammoniacale d'origine externe, les poisons d'origine interne, bien qu'ils ne se forment qu'en petites quantités, ont cependant une action appréciable sur les mouvements respiratoires, car dans tout organisme vivant les poisons exaltent réciproquement leurs effets ; chez les *Calappa* un simple mouvement du Crabe suffit pour entraîner un changement d'allure du scaphognathite ; or, les poisons qui résultent d'une activité partielle et de courte durée ne peuvent s'être produits qu'en quantités infinitésimales.

Cette remarque permet, il me semble, de donner une réponse à une question posée par M. BOUVIER [D, a, 99] au cours de ses remarquables études morphologiques sur les Crabes Oxystomes. Cet auteur décrit dans la région buccale des *Cyclodorippæ* ORTMANN un canal médian et deux canaux latéraux ptérygostomiens, et se demande quelles sont les voies afférente et efférente ? « Il est possible que le médian soit affecté au courant d'eau expiratoire comme chez les Dorippes et les Crabes les plus normaux, mais dans ce cas, les voies afférentes seraient formées par les canaux latéraux et comme ceux-ci s'ouvrent exactement à la base des tubercules urinaires, il en résulterait que *le courant inspiratoire entraînerait avec lui les*

produits d'excrétion que rejettent ces derniers. Cette hypothèse est en désaccord avec les règles les plus sûres de la biologie des animaux : aussi croirais-je volontiers que les voies latérales des *Cyclodorippae* sont réellement efférentes, tandis que le canal médian servirait à l'entrée de l'eau. En d'autres termes, les Crabes qui nous occupent présenteraient à l'état normal les phénomènes physiologiques de renversement du courant respiratoire, phénomènes que M. Garstang a signalés chez les *Corystes* et que M. Bohn a pu observer, dans des conditions spéciales, chez la plupart des autres Décapodes ». Je crois en effet qu'il faut faire intervenir ici le renversement ; mais celui-ci ne serait pas constant, il se produirait, dans la période d'activité de l'animal, et chaque fois que par le pore urinaire s'échapperaient les produits d'excrétion : ceux-ci arrivant même en quantités infinitésimales au niveau des branchies provoqueraient *instantanément* le réflexe d'inversion.

II. Influences mécaniques.— Les influences mécaniques ne se font réellement sentir que chez les animaux qui sont soumis déjà aux influences chimiques précitées.

Il est bien évident que la boue et le sable dans l'eau favorisent les renversements. Cependant il ne suffit pas de vivre dans la vase ou le sable pour en présenter : les Alphées sédentaires qui habitent les racines boueuses des *Posidonia* n'ont que des renversements très espacés (toutes les trois minutes), tandis que les *Nika* plus actifs du même habitat en ont trois par minute ; chez les espèces des sables, même quand l'eau est agitée, les réflexes nerveux occasionnés par les excitations périphériques des grains quartzeux n'ont guère lieu que pendant les périodes d'activité de l'animal, qui sont des périodes d'intoxication. Cette remarque permettra d'expliquer bien des particularités de la vie fouisseuse.

III. Influences purement nerveuses. — Chez les animaux intoxiqués fortement par les poisons dérivant de l'activité musculaire, comme chez ceux soumis à l'action de l'ammoniaque, les réflexes nerveux qui déterminent des changements dans les mécanismes respiratoires se produisent très facilement (Thalassinidés, *Atelecyclus*, Grapses, etc. d'une part, *Calappa* d'autre part).

Dans certains cas, il arrive même que les modifications du courant respiratoire paraissent indépendantes d'excitations mécaniques

directes. Un Crabe *passif* (Xanthe) placé dans une attitude active (attitude de la marche, ou de la défense) acquiert immédiatement les renversements qui caractérisent ordinairement l'état d'activité ; il y a là un phénomène que les médecins qualifieraient de *purement nerveux*.

Dans cette catégorie, il faut placer aussi les phénomènes inhibitoires dûs à la peur *(Eurynome)*.

Conclusions.— On sait que Cope, le chef de l'école néo-lamarckienne, a distingué deux sortes d'influences capables d'agir sur les végétaux et les animaux : les *influences physico-chimiques*, *molecular action*, *physiogénèse*, et les *influences mécaniques*, *molar action*, *kinétogénèse*, et a attribué un rôle prépondérant aux premières dans l'évolution des végétaux, et aux secondes dans celle des animaux. Les recherches que j'ai exposées au cours de ce chapitre démontrent que les animaux *subissent* plus particulièrement les influences chimiques, et je prouverai dans la suite de ce travail (2e partie) que les modifications physiologiques déterminées par les variations chimiques du milieu extérieur et du milieu intérieur entraînent des changements morphologiques importants, en sorte qu'il faut admettre, malgré l'opinion de Cope, que l'évolution des animaux relève à la fois de la physiogénèse et de la kinétogénèse ; un poison, modifiant les éléments histologiques du corps de l'animal, et par conséquent ses éléments musculaires, modifie infailliblement par la voie des muscles, les mécanismes des appareils, et finalement encore le chimisme interne.

Pour la compréhension de l'évolution des animaux, l'étude des influences chimiques est donc de la plus haute importance, en particulier celle des poisons neuro-musculaires. Mais cette étude est à peine commencée ; toutefois nous devons citer ici comme susceptibles d'éclairer les phénomènes que j'ai étudiés les travaux de Loeb et de son élève Miss E. Cooke sur les variations chimiques des muscles à l'état de repos et d'activité.

§ 12. — Mécanisme du renversement.

Les renversements du courant respiratoire, les oscillations de l'eau dans la chambre branchiale, sont en définitive le résultat de

l'intoxication des muscles respiratoires par des poisons variés, autrement dit des *dyspnées toxiques* (1).

Les médecins ont étudié des dyspnées de cette nature chez l'Homme; ils ont montré, en particulier, l'influence des poisons alimentaires et bactériens et celle de la fatigue sur les dyspnées des cardiaques; toutefois ils restent encore dans une grande incertitude au sujet du mécanisme même de ces dyspnées, car son étude offre des difficultés très grandes, que j'ai rencontrées également chez les Crustacés.

Les muscles des deuxièmes mâchoires constituent deux systèmes: un premier système, moteur des articles basilaires, un deuxième, moteur exclusivement de l'exopodite, qui est transformé en lamelle respiratoire (scaphognathite): ce sont des fibres musculaires remarquablement striées et disposées en une sorte d'éventail, parfois sur une seule assise.

On conçoit qu'il soit difficile de mettre en évidence les variations chimiques de muscles d'une si faible masse.

Il est assez difficile également de déterminer la part qui revient à chacun des deux systèmes dans les mouvements si variables du scaphognathite. J'ai fait à ce sujet des observations sur les Crabes, de grande taille malheureusement, *Carcinus*, *Cancer* et *Maia*, après l'ablation du rebord ptérygostomien, ablation qui, en ralentissant les battements de l'organe permettait de les observer plus facilement.

Chez le *Carcinus mœnas* Pennant, j'ai constaté deux sortes de mouvements superposés : 1° des mouvements d'ensemble du scaphognathite, qui s'élève et s'abaisse, sous l'action des muscles basilaires; 2° un mouvement ondulatoire se propageant ou d'arrière en avant (courant direct) ou d'avant en arrière (courant inverse), ou même alternativement dans un sens ou dans l'autre (mouvement oscillatoire); le sens de la propagation semble dépendre en grande partie des fibres musculaires en éventail, car la section partielle a déterminé fréquemment le renversement.

Chez les *Maia*, j'ai décrit déjà plus haut (Voir p. 157) trois sortes de battements : 1° battements directs ; 2° battements incomplets et isolés; 3° battements inverses complets et en série; on peut

(1) J'ai déterminé également des dyspnées toxiques chez les Crabes au moyen de l'alcool et d'autres substances chimiques.

provoquer facilement un battement inverse, en excitant légèrement avec la pointe d'une aiguille les fibres antérieures de l'éventail.

Chez les *Cancer* (Voir fig. 65), enfin, j'ai constaté : 1° des mouvements de bombement et d'aplatissement du scaphognathite, dûs à une sorte de balancement d'une pièce chitineuse *a b c* par rapport à la tige *b d* disposée obliquement sur la colonne d'attache, et amenant des variations de l'angle *a b d* ; 2° des mouvements du lobe antérieur résultant du muscle en éventail, *m* ; il semble que le renversement, qu'on peut provoquer, soit dû à une combinaison différente des variations de l'angle *a b d* et de l'onde musculaire qui se propage à la surface de *m*.

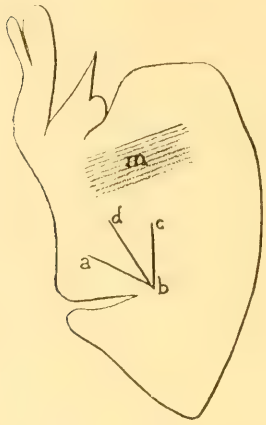


Fig. 65. — Schéma du scaphognathite du *Cancer pagurus* L. *m*, muscle moteur ; *a b c d*, épaississements chitineux.

A Arcachon (octobre 1898) j'ai appliqué la méthode des inscriptions à l'étude des mouvements du scaphognathite, chez ces trois Crabes, qui sont les seuls qui supportent le contact de la pointe de l'épingle fixée à l'un des tambours conjugués.

J'ai obtenu en particulier avec le *Carcinus mœnas* Pennant le tracé suivant, en appuyant la pointe sur le muscle en éventail.

Fig. 66. — Tracé des mouvements du scaphognathite chez le *Carcinus mœnas* Pennant, pendant une période de renversement. — 4 battements ordinaires, suivis de 8 battements inverses (1 lent, 4 rapides, 3 lents) et d'un arrêt prolongé.

A chaque renversement, il se produit en général :

1° 4 battements rapides et différents des battements normaux ;

2° 3 battements lents et différents des précédents ;

3° Un arrêt plus ou moins prolongé.

On voit que je n'ai analysé que fort incomplètement les mouvements spasmodiques du scaphognathite (1).

§ 13. — Des mouvements du scaphognathite dans leur rapport avec la phylogénie.

Il nous reste à rechercher si les variations des mouvements du scaphognathite ont quelques relations avec l'évolution phylogénique du groupe.

Les mouvements irréguliers du scaphognathite doivent être considérés comme dûs à des intoxications variées ; or, on entrevoit maintenant le rôle que celles-ci ont joué dans l'évolution des animaux, évolution qu'on pourrait ainsi regarder en grande partie comme la résultante de phénomènes pathologiques, se succédant parfois dans un ordre déterminé, mais d'autres fois purement accidentels.

D'autre part le renversement du courant respiratoire a pour effet immédiat de soulager le scaphognathite (Voir Chapitre IV, p. 93) ; or, cet organe s'affaiblit manifestement au cours de l'évolution.

Chez les Macroures (*Natantia* et Homaridés), à carapace (chambre branchiale) allongée, on observe des chasses d'eau en arrière, plus ou moins espacées et plus ou moins affaiblies, accompagnées souvent de mouvements divers de la carapace et des appendices.

Dans un certain nombre de groupes (Anomoures) qui dérivent d'une souche voisine de celles des Homaridés, on constate un

(1) Jolyet et Viallanes [D, d, 93] ont enregistré sans s'en douter, avant 1895, les renversements du scaphognathite. En effectuant leurs tracés pléthysmographiques du cœur de Tourteau, ces auteurs ont mis en évidence l'influence adjuvante des mouvements respiratoires sur la circulation de retour ; chaque mouvement du scaphognathite retentit sur la pression du sang dans la chambre péricardique ; or « les tracés 1 et 2 de la *figure 5* montrent qu'il se produit périodiquement, toutes les minutes environ, sous l'influence des mouvements respiratoires, une grande oscillation de pression (*a* à *b*) dans la cavité péricardique ». J'attribue cette oscillation au renversement du courant respiratoire qui a pour effet de comprimer les branchies, et de faire refluer le sang vers le cœur.

raccourcissement progressif de la longueur de la chambre branchiale, ce qui conduit aux Brachyures.

En même temps, les renversements, ou bien acquièrent une durée plus longue *(renversements prolongés)*, ou bien se répètent à intervalles rapprochés (ce qui donne lieu aux *mouvements oscillatoires*) ; c'est ce que nous avons constaté chez les formes terminales des Paguridés, des Galathéidés (Porcellanes), des Palinuridés (Scyllares) et chez certains Crabes primitifs.

L'évolution des Crabes est particulièrement intéressante; chez les formes primitives, on observe facilement trois tendances : 1° la *tendance oxystomienne*, tendance aux mouvements oscillatoires de l'eau, à la constitution d'orifices respiratoires antérieurs et à la réduction de la formule branchiale ; 2° la *tendance corystidienne*, tendance aux renversements prolongés, à la constitution d'une *chambre prostomiale* pour la filtration de l'eau et à la conservation des branchies ; 3° la *tendance conversatrice*, tendance à l'operculisation pure et simple du cadre buccal par les pattes-mâchoires externes.

Il semble que tous les Crabes se soient engagés au début dans la voie d'évolution des Oxystomes, c'est-à-dire qu'ils aient éprouvé pendant une durée plus ou moins longue l'action de l'ammoniaque ou d'autres poisons analogues qui leur auraient fait perdre en partie les branchies ; dans tous les groupes, en effet, on constate chez les formes manifestement les plus primitives, une tendance au rétrécissement du front et de la région prostomiale et à la réduction branchiale, tendance qui s'est réalisée complètement chez les Oxystomes.

Beaucoup de Crabes, fuyant au bout d'un temps variable cette intoxication, se seraient adaptés à la vie dans le sable, *adaptation corystidienne* et auraient acquis les renversements prolongés. Certains, enfin, une fois ces renversements acquis, s'en sont servis pour mener une autre vie, la vie littorale ou même la vie aérienne, et alors ont manifesté des retours aux caractères des ancêtres.

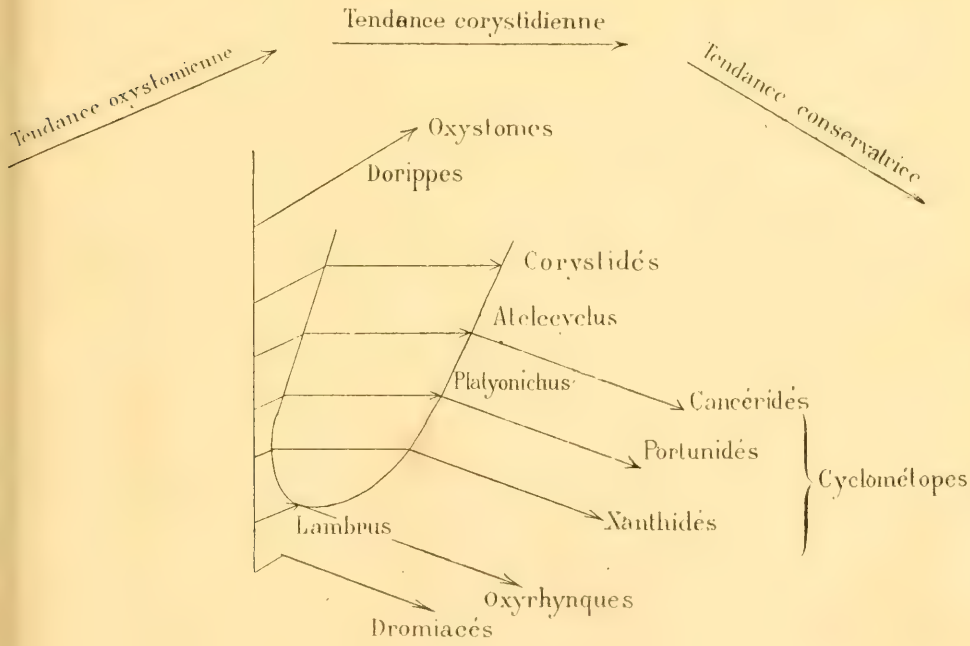
Les *Corystes* et les formes voisines ont le front étroit ; chez les *Atelecyclus* ce rétrécissement est déjà moins prononcé ; et il disparaît complètement dans la série des *Cancer*. Toutes ces formes ont évolué ensuite dans le sens corystidien ; mais chez les *Atelecyclus* et surtout chez les *Cancer* les tendances conservatrices auraient finalement pris le dessus. Si les Portunidés et les Xanthidés primitifs sont fort peu oxystomiens, en revanche ils

ont souvent des caractères corystidiens plus ou moins marqués, acquis sans doute dans une période de vie fouisseuse qui se perdent au cours de l'évolution, surtout dans le second groupe.

Les Lambres, au contraire, auraient évolué au début dans le sens oxystomien, et non dans le sens corystidien, pour revenir ensuite aux tendances conservatrices.

Les Dromiacées, voisins des *Dorippidæ* (Oxystomiens), ont des ressemblances frappantes avec les Oxystomes les plus primitifs, mais n'ont pas évolué dans cette voie, ni dans la voie corystidienne, ils sont restés homariens ; les scaphognathite de ces animaux sédentaires étant demeuré insensible aux intoxications internes et externes, ainsi que les branchies qui ont été conservées beaucoup plus que chez les autres Crabes.

Le tableau suivant résume ces quelques hypothèses que je discuterai en partie dans la 2e partie de ce travail.



CHAPITRE VI.

Etude physiologique des exopodites des pattes-mâchoires.

J'ai montré précédemment [D, a, 99] que les exopodites des pattes-mâchoires aident l'exopodite de la deuxième mâchoire (scaphognathite) dans la production du courant respiratoire. De nombreuses observations faites depuis lors m'ont confirmé dans cette manière de voir.

« Souvent on voit battre au côté du cadre buccal, au point où le courant sort de la chambre branchiale, les exopodites des pattes-mâchoires ; ils continuent la tâche du scaphognathite, prenant l'eau amenée jusqu'à eux par cet organe pour la rejeter de diverses façons loin de l'animal ; leurs mouvements rapides, saccadés, discontinus, bien que le plus souvent unilatéraux (ils s'arrêtent d'un côté pour reprendre de l'autre) rappellent ceux du scaphognathite [D, a, 99].

I. Ressemblance fonctionnelle entre les exopodites des pattes-mâchoires et le scaphognathite. — Cette ressemblance est frappante chez la Langouste, où les exopodites des maxillipèdes sont transformés, comme le scaphognathite, en lamelles ondulantes : en réalité, chez ce Crustacé, quatre scaphognathites battent de chaque côté dans le courant expirateur. Toutefois les battements des exopodites ne sont pas toujours aussi constants que ceux du scaphognathite.

Chez les *Galathea strigosa* Fabr. où les mouvements du scaphognathite, suppléés par ceux de la carapace, sont faibles et irréguliers, il en est de même des mouvements des exopodites. Je l'ai constaté sur des individus de grande taille, parfaitements vivants, provenant du golfe d'Hyères (Tamaris, septembre 1899) : les battements du scaphognathite se produisaient par séries de 3 ou 4, séparées par des repos courts ou rarement prolongés, ceux des exopodites 3 et 2 avaient lieu simultanément des deux côtés, par séries de 4, 5, 6 ou 7 battements, séparées par des arrêts courts en général ; des arrêts

plus prolongés avaient lieu quand les endopodites correspondants se rapprochaient de la ligne médiane ; une fois un de ces arrêts coïncida avec un des mouvements de la carapace.

Chez les Pagures, bien que les mouvements des exopodites sont en rapport avec le genre de vie si particulier et les diverses attitudes de ces animaux (Voir plus loin), on constate que si le scaphognathite a une allure constante (*Eupagurus bernhardus* L. de grande taille), les palpes exopodiaux battent régulièrement d'un côté ou de l'autre, tandis qu'à l'allure variable du scaphognathite sont associés des battements irréguliers et inconstants.

Il en est de même des Crabes : chez les *Dromia* (St-Vaast, septembre 1898 et Endoume, septembre 1899), si remarquables par l'allure régulière de leur scaphognathite, les exopodites des maxillipèdes 1, 2 et 3 battent *constamment d'un côté ou de l'autre*, régulièrement et avec force, balayant l'aire prostomiale, et même (3) s'engageant dans la fente située entre le rebord ptérygostomien et la pince correspondante ; — chez les *Calappa* (Endoume, septembre 1899), où l'eau entre et sort alternativement par les orifices antérieurs caractéristiques des Oxystomes, les battements exopodiaux ne se produisent que très rarement, et pendant des périodes très courtes, toujours du même côté semble-t-il ; — chez les *Carcinus* (Wimereux, août 1899) l'allure des exopodites est aussi variable que celle du scaphognathite : 1° les pattes-mâchoires étant écartées du cadre buccal, et le courant respiratoire s'échappant en avant par une large fente prostomiale, trois fouets battent *d'un côté ou de l'autre*, mais *par intermittences* ; 2° les pattes-mâchoires se rapprochant et rétrécissant cette fente, que le courant reste direct ou qu'il se renverse, on observe toujours une immobilité absolue des fouets.

Nous retrouvons cette inconstance d'allure chez les autres formes à renversements prolongés, Portunes, Xanthes, *Pilumnus*, Grapses.

Chez les *Portunus puber* L. et les *Portunus arcuatus* Leach, on observe souvent que les pattes-mâchoires d'un côté et de l'autre ont des positions asymétiques ; c'est du côté où la patte-mâchoire externe est la plus écartée que se produisent les battements exopodiaux. Chez les *Portunus corrugatus* Pennant, formes actives des profondeurs et à renversements, j'ai observé (Endoume, 1er octobre 1899) un *parallélisme complet entre les variations*

des mouvements du scaphognathite et ceux des fouets exopodiaux.

Exp. *Portunus corrugatus* Pennant. Marseille. 1er octobre 1899.

1° *Animal renversé, front émergé.*

	Courant continu faible.	Battements intermittents.
	Arrêt prolongé.	Arrêt.
	Courant continu faible.	Battements reprennent par instants.
Mouvements généraux.	Courant continu assez intense.	Battements presque constants et vigoureux.

2° *Arrière de la carapace émergée.*

	Arrêts ou courant renversé	Battements intermittents, vigoureux.

3° *Animal libre ; position naturelle ; immersion complète dans de l'eau de mer pure.*

Pattes-mâchoires très abaissées.	Courant continu.	Battements continus vigoureux. Arrêts de t. en t., exces. courts.
Pattes-mâchoires en mouvement.	»	Battements s'accentuent et deviennent plus vigoureux.

II. Influence du genre de vie sur les mouvements des exopodites des pattes-mâchoires. — Les mouvements des exopodites sont, encore plus que ceux du scaphognathite, sous la dépendance du genre de vie.

1° *Vie nageuse.* — Chez les Crustacés qui ont conservé la vie nageuse de la larve, les exopodites des maxillipèdes ont gardé quelque peu l'allure des rames exopodiales larvaires.

Chez la plupart des Palémons ils battent très rapidement *d'un côté ou de l'autre*, et ont peut-être comme chez la larve *Mysis* un rôle dans le déplacement latéral de ces animaux.

2° *Vie pagurienne.* — Chez les Pagures, ces exopodites fonctionnent en général avec une grande activité, et *d'un seul côté* également ; ils chassent l'eau qui sort de la cavité branchiale alternativement d'un côté ou de l'autre, et au loin, de façon qu'elle ne rentre pas immédiatement, encore toute chargée de CO^2, dans la coquille ; chez la larve, l'activité de ces organes est également très

grande ; ils constituent les trois paires de rames de la *Métazoë*, qui, comme chez les larves *Mysis* d'ailleurs, ont pour but, outre leur rôle natatoire, de renouveler l'eau à l'extérieur de l'animal ; cette seconde fonction seule a été conservée chez les Pagures adultes.

3° *Vie fouisseuse. — Chez les formes qui s'adaptent progressivement à la vie fouisseuse, les exopodites perdent de leur importance fonctionnelle et morphologique, et cela déjà même chez la larve.*

Chez les Homaridés, les exopodites ont des mouvements faibles ; chez le Homard, ils ondulent le long du bord du branchiostégite, symétriquement d'un côté ou de l'autre ou non ; chez les *Nephrops* des sables, les exopodites, courts et faibles, ondulent de même, mais seulement par intermittences. Les exopodites des maxillipèdes externes ont disparu au cours même du développement larvaire des Thalassinidés : chez la larve *Zoë* qui sort de l'œuf, les troisièmes pattes-mâchoires restent longtemps à l'état de bourgeon, et ne développent pas d'exopodites : c'est là un bel exemple de *l'influence du mode de vie de l'adulte sur la larve.*

Parmi les Pagures, il en est un qui s'est adapté à la vie fouisseuse, c'est le *Diogenes pugilator* Roux. Les observations que j'ai faites sur cet animal à Wimereux (août 1899) et à Tamaris (septembre 1899) m'ont montré une *diminution notable des mouvements exopodiaux*. Quand l'animal est enfoui dans le sable, les pattes-mâchoires immobiles apparaissent dans un espace limité par les articles basilaires des antennes ; les attouchements des grains de sable contre les endopodites poilus des maxillipèdes 2 peuvent entraîner cependant, outre le frottement l'un contre l'autre de ces endopodites, les mouvements des exopodites correspondants et de ceux de la paire suivante (exopodites poilus également), et cela *simultanément des deux côtés* : il en résulte le nettoyage de toutes ces pièces. Chez d'autres individus, moins enclins à s'enfouir, les exopodites (2 principalement) battent constamment, des deux côtés, mais sans énergie,

Chez les *Atelecyclus*, Crabes fouisseurs, la règle est, comme je l'ai montré [C, 99] l'immobilité absolue des pattes-mâchoires. Chez les *Cancer pagurus* L. qui en dérivent, les battements, très faibles, n'ont lieu que d'un côté à la fois. Nous avons vu déjà

combien irréguliers sont les battements chez les Portunes, les Xanthes, etc., qui dérivent vraisemblablement aussi de formes fouisseuses.

III. Influences nerveuses qui agissent sur les mouvements des exopodites des pattes-mâchoires. — Les mouvements des exopodites, comme ceux du scaphognathite, sont soumis aux influences nerveuses. Ici on peut mettre en évidence tout particulièrement celle de la locomotion.

1° Pagures. — Les Pagures se prêtent facilement à cette démonstration.

Chez les *Eupagurus bernhardus* L., on constate que les exopodites d'un seul côté chassent loin de l'entrée de la coquille l'eau qui sort de la chambre branchiale. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que, la position de l'animal ayant changé par rapport à la coquille, les mouvements des exopodites se modifient à leur tour.

Exp. *Eupagurus bernhardus* L. Arcachon. 3 octobre 1898.

Les pinces étant en extension en avant, des frottements sur la face munie de tubercules ont souvent pour effet immédiat de changer les mouvements exopodiaux ; un point plus sensible encore est la membrane articulaire située entre les méropodites et les carpopodites : dès qu'on la touche avec une pointe, les mouvements cessent du même côté et reprennent de l'autre.

Cette expérience rend compte de l'observation suivante. Quand l'animal fléchit la pince droite sur elle-même, immédiatement les palpes exopodiaux du côté opposé s'animent de mouvements intenses, continus et rapides ; tant que la flexion persiste, ces mouvements persistent aussi, sauf toutefois si en même temps il se produit une flexion prononcée de la pince gauche.

A Tamaris (septembre 1899), j'ai observé un autre *Eupagurus*, l'*E. anachoretus* Risso, qui présente des arrêts fréquents, avec reprise à droite ou à gauche.

Les battements, d'habitude *unilatéraux*, ont lieu *simultanément des deux côtés* quand l'animal remue à la fois ses deux pinces ; en immobilisant une des pinces, on provoque des battements *du même côté*.

Exp. *Eupagurus anachoretus* Risso. Pince droite plus forte que pince gauche. Tamaris. 13 septembre 1899.

	à droite	à gauche
Pince droite immobilisée en extension.	Battements continus pendant plus de 2m.	Quelques battements de t. en t.
Pince droite à demi immobilisée.	Battements continus pendant plus de 2m.	Battements plus prolongés.
Pince gauche immobilisée en extension.	Pas de battements.	Battements continus; qqs arrêts seulement.

J'ai constaté des faits analogues chez une forme des profondeurs, le *Pagurus striatus* Latr. (Endoume, septembre 1899) ; les fouets des exopodites 3 et 2 sont développés et larges ; ils battent d'un côté, quelquefois des deux, mais alors ils sont limités aux exopodites 2.

Les attouchements des membranes articulaires et les mouvements des pinces ont une influence. Les battements sont surtout irréguliers, quand l'animal est en train de se dégager de sa coquille, et effectue par conséquent des flexions variées des pinces.

L'influence de l'*émotion* intervient chez les *Paguristes maculatus* Risso.

Exp. *Paguristes maculatus* Risso. Endoume. 20 septembre 1899.

Animal à demi-sorti de sa coquille ; ouverture faisant face à l'observateur.

1re minute	— maxillipèdes en mouvements	— quelques arrêts
2e —	immobilité absolue	— un seul arrêt
3e —		
4e —		— arrêts provoqués
5e —		

J'ai provoqué des arrêts des fouets exopodiaux à volonté pendant ces deux dernières minutes, rien qu'en projetant de temps en temps la très légère ombre de mon doigt sur les yeux de l'animal.

Or, j'ai indiqué plus haut (p. 39), que lorsqu'une ombre est projetée sur les yeux d'un Pagure, elle provoque par réflexe, sa rétraction dans la coquille et les mouvements des pinces associés.

Dans l'expérience actuelle, l'ombre étant très légère, le réflexe n'aboutit pas, et malgré cela, l'arrêt des fouets se produit comme si le mouvement de rétraction et ceux des fouets avaient eu lieu effectivement.

On est donc conduit à admettre dans le cas présent l'existence d'un *influx nerveux commandant les mouvements des pinces, mais insuffisant à les produire.*

Ainsi, les moindres gestes de l'observateur, pourvu qu'ils produisent de l'ombre, retentissent sur les mouvements des fouets exopodiaux ; il y a là une cause d'erreur dans les observations, qu'il faut écarter.

2° Portunes. — Chez les *Portunus puber* L., les mouvements des fouets exopodiaux ont lieu d'un seul côté. La flexion des pinces et l'attouchement de leurs membranes articulaires n'ont pas d'effets sensibles sur eux. Mais si l'on porte l'attention sur les appendices qui effectuent les mouvements les plus habituels, c'est-à-dire les les pattes postérieures natatrices, on constate qu'en effectuant l'attouchement sur la membrane articulaire située entre l'article basilaire et le premier article de l'endopodite, on détermine le mouvement des fouets du même côté et leur arrêt du côté opposé.

Exp. *Portunus puber* L. Arcachon. 3 octobre 1898.

Mouvement constant à droite.
Attouchement patte natatrice gauche. Arrêt.
Reprise à gauche : mouvem. discontinu.
Attouchement patte droite. Reprise à droite : mouvement continu.

3° *Maia*. — Ayant examiné (septembre 1899), des *Maia* de grande taille provenant des fonds rocheux des environs de Marseille, dans les grands bacs de l'aquarium d'Endoume, j'ai constaté que les *battements des exopodites dépendent du sens de la locomotion* (locomotion latérale), et par suite des mouvements d'extension et de flexion des pattes de ces animaux. Les *battements ont toujours lieu du côté opposé au sens de la locomotion* ; quand l'animal arrive à une extrémité du bac, s'il tend à monter contre la muraille qui se dresse sur son côté, les battements restent de même sens, mais deviennent beaucoup plus intenses, les flexions et extensions augmentant ; dès qu'il rebrousse chemin, les battements cessent pour reprendre du côté opposé.

Lorsque l'animal arrive en un point où il peut hésiter sur le sens de sa marche, il décide parfois de se diriger dans une certaine direction, mais le commandement du centre nerveux, trop faible sans doute, n'aboutit pas au déplacement projeté ; malgré cela les exopodites se mettent à battre du côté opposé. Ici encore on doit tenir compte de l'*influx nerveux commandant un mouvement*, mais insuffisant à le produire.

Toutes ces observations mettent bien en évidence les relations entre les battements exopodiaux et les *mouvements de translation du corps de l'animal* ; il faut toujours chercher le point de départ de l'influx nerveux modificateur, soit du côté de l'appendice locomoteur le plus actif, soit du côté du centre nerveux moteur correspondant.

Les centres moteurs des anciennes rames exopodiales de la larve auraient contracté des associations nombreuses avec les centres moteurs plus récents.

CHAPITRE VII

Etude physiologique des épipodites.

J'ai indiqué plus haut : 1° que les épipodites font partie du plan ancestral des appendices thoraciques ; 2° qu'ils ne jouent qu'un rôle tout à fait secondaire dans la vection des liquides, et que, chez les formes plus différenciées, ils fonctionnent comme des balais pour nettoyer les branchies.

Les épipodites ont des rapports intimes avec les branchies ; on peut dire que celles-ci sont fonction de ceux-là. A mesure que les épipodites diminuent de nombre, la formule branchiale se simplifie beaucoup ; ce fait s'expliquera quand le rôle nettoyeur des épipodites sera mis suffisamment en valeur : une branchie qui n'est pas nettoyée s'ensable et doit périr fatalement.

Après avoir recherché, par l'étude morphologique, le rôle des épipodites chez les Pénéidés, j'examinerai les variations physiologiques et morphologiques de ces organes, 1° chez les *Natantia* ; 2° chez les *Reptantia*.

§ 1. — Epipodites des Pénéidés.

Je prendrai comme exemple ce qui se passe chez l'*Aristeus antennatus*, dont j'ai pu examiner de nombreux exemplaires rapportés d'Alger par M. Diguet. Si on observe avec soin les flancs épiméraux chez cet animal, on remarque (fig. 67) qu'ils sont divisés par une série de sillons dorso-ventraux ; immédiatement en arrière de chaque sillon, et sur les deux tiers de la hauteur à partir du bord supérieur, la chitine est fortement épaissie et toute couverte, surtout dans le voisinage du sillon, de poils nombreux. Ces poils sont courts ; en général leur pointe est acérée et légèrement courbe ; parfois ils sont garnis d'épines latérales très fines, à peine visibles ; dans des cas très rares, leur pointe

étant brisée, ils présentent des épines plus longues et plus fortes. L'ensemble de tous ces poils constituent, au point de vue physiologique, une sorte de brosse. Entre ces bandes fortement chitinisées et poilues *(t)*, les articles basilaires 1 des appendices, limités par une membrane assez molle, forment de légers renflements, sur lesquels s'insèrent souvent deux branchies (5e segment thoracique), une « pleurobranchie » dont le point d'attache *(pl)* est assez haut et en arrière, et une « arthrobranchie » *(ar)* située près du pli articulaire qui sépare le segment 1 du segment 2, mobile. Celui-ci (coxopodite) porte un épipodite *(ep)*, à base contournée développant une branchie (podobranchie) *(pd)* et s'allongeant en une languette molle et poilue, située en avant de la brosse épimérale *(t)* décrite plus haut.

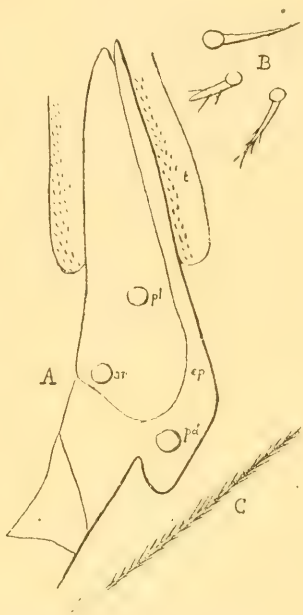


Fig. 67. — *Aristeus antennatus*. *A*, flancs épiméraux et articles basilaires des membres (5e segment thoracique); *pl*, *ar* et *pd*, pleuro, arthro et podobranchies; *ep*, épipodite; *t*, brosse épimérale. *B*, poils des brosses épimérales. *C*, poils des épipodites.

Lorsque les membres remuent, les épipodites correspondants et les podobranchies s'agitent, et entraînent plus ou moins dans leur mouvement les autres branchies; tous ces organes forment en effet des tubes cylindriques tangents les uns aux autres suivant leurs génératrices.

Les branchies ainsi agitées abandonnent les particules étrangères qui s'y sont attachées, et celles-ci entraînées en avant par le courant respiratoire sont obligées de traverser les barrières transversales poilues constituées par les épipodites, qui à leur tour les abandonnent par leur frottement contre les brosses épimérales.

§ 2. — Epipodites chez les *Natantia*.

Chez les *Natantia*, les épipodites, ainsi que les arthrobranchies, subissent une réduction progressive.

Le tableau ci-contre, résumé des recherches de nombreux carcinologistes, et de M. Coutière [A, 99] en particulier, indique les variations relatives aux Alphéidés, aux Pandalidés, aux Palémonidés, et aux Hippolytidés.

La formule branchiale est la suivante :

	1	2	3	4	5	6	7	8
Pl. br.	.....	.....	*(3 c')*	*4 c'*	*5 c'*	*6 c'*	*7 c'*	*8 c'*
Ar. br.	.....	.....	*3 b*	.....	.....	.....	.....	.....
Pd. br.	.....	*2 a*	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Ep.	*f*	*f*	*f*	*t + f*	*t + f*	*t + f*	*t + f*	*t*

Les épipodites sont représentés, d'après Coutière, souvent par un tubercule *(t)* et un fouet *(f)*.

En général il y a 5 pleurobranchies *(Pl. br.)* ; une 6e, *3c'*, existe chez les formes marquées dans le tableau par (6).

L'unique podobranchie *2a* manque chez les formes marquées dans le tableau par (ɔ).

NOTA. — Les Hippolytidés sont inscrits en italiques, et les Palémonidés en petites capitales.

	6 Arthrobranchies	5 Arthrobranchies	4 Arthrobranchies	1 Arthrobranchie	0
podites	*Nauticaris Marionis* (Bate)(**6**)	*Merhippolyte Agulhahensis* (Bate) (**6**) .. Pandalus..... Heterocarpus.		*Caridion Gordoni* ..... *Lysmata seticauda* (**6**). Caridina..... Betæus (— *un*)..... Parabetæus..... Jousseaumea ..... Amphibetæus..... Automate..... Alpheopsis (— *un*)..... Racilius ..... Tous les Alpheus (qqf. **6**)	
podites					*H. (Spirontocaris) spinus*..... Athanas..... Athanopsis.....
podites				*Chorismus* (Bate)..... *un* Alpheopsis..... *un* Betæus.....	*Hippolyte turgida*. *H. Gaimardi* ..... *H. polaris*..... *H. aculeatus*..... Arete dorsalis.....
podites			*Amphiplectus* (Bate).....	*Alope palpalis* ..... Palémonidés (→ **6**) ... Cheirothrix..... Synalpheus..... Ogyris (?).....	*Virbius varians* (**O**) *V. viridis*.....
podite				*Bythocaris Pageri*. *B. leucopis*..... *B. simplicirostris*.. (**O**)	

Variations du nombre des épipodites et des branchies chez les *Eucyphota* (d'après Coutière, A, 99, p. 276-286).

Je n'insisterai ici que sur la forme et le rôle remarquables des épipodites chez les Alphéidés, et citerai les travaux de COUTIÈRE [A, 99].

« Les épipodites, dit-il, se montrent d'une façon très constante chez les Alphéidés. Ils se composent de deux parties bien distinctes : l'une est un petit mamelon conique ou hémisphérique, portant à son sommet un nombre variable de longues et fortes soies finement plumeuses et flexibles, que l'on trouve, à l'ouverture de la chambre branchiale, insinuées entre les branchies et même entre leurs lamelles (*épipodite* de PAULSON) ; le reste de l'épipodite (*exopodite* de PAULSON) est un petit appendice en forme de crochet emmanché, parallèle au plan sagittal du corps..... C'est là une disposition qui a été souvent décrite, par JOLY chez *Caridina*, par HILGENDORF chez *Alpheus*, par CLAUS dans le même genre et chez plusieurs Hippolytidés. Elle a pour but, comme l'ont fait ressortir les deux derniers auteurs, d'agiter dans la cavité branchiale les soies plumeuses, embrassées par le crochet de l'épipodite qui précède ».

Chez les *Pandalus*, les *Caridina*, les *Alpheus*, il y a autant de tubercules sétigères que de crochets ; à un crochet correspond toujours un tubercule sétigère : le 8e segment possède un de ces tubercules, car à ce niveau arrive le crochet du 7e segment ; le 3e segment ne possède en revanche qu'un crochet.

Le crochet et le tubercule sont portés tous les deux par le coxopodite et possèdent par suite la valeur d'une mastigobranchie. « L'homologation du crochet récurrent avec un épipodite de *Peneus*, dit COUTIÈRE, est facile, et peut même se pousser assez loin ; le « manche » du crochet existe chez *Peneus* sans modification ; quant aux deux branches du crochet lui-même, elles correspondent à la bifurcation de la lame foliacée présente chez *Peneus*, surtout chez les formes où la branche postérieure du crochet se relève verticalement sur une portion de son étendue, rappelant ainsi la disposition primitive de cet épipodite (*Pandalus*, *Lysmata*, plusieurs Hippolytidés) ».

« Reste le tubercule sétigère. Il *apparaît* lorsque la lame foliacée épipodiale se transforme en crochet, et *dans ce cas seulement*. Aussi manque-t-il chez tous les Pénéides, et chez les « Reptantia » qui en sont dérivés (BOAS), car dans ces formes, y compris celles où l'épipodite se réduit à un sac cylindrique, bifurqué ou non (*Stenopus*, *Sicyona*, *Spongicola*) il ne porte jamais de crochet. Le tubercule

sétigère apparait ainsi comme une formation secondaire propre aux Eucyphotes et n'ayant en apparence pas d'homologue, soit parmi les « Reptantia », soit parmi les Pénéides ».

L'auteur cherche ensuite à homologuer l'épipodite des Eucyphotes avec une branchie : les lamelles branchiales seraient devenues des soies, le rachis qui les supporte une tige terminée par un crochet ; et l'ensemble du tubercule sétigère et du crochet *sur chaque segment* aurait la valeur d'un *épipodite complet* ; les 3e et 8e segments n'auraient que des *épipodites incomplets* (crochet dans un cas, tubercule dans l'autre).

Je considére cette opinion comme contraire à la réalité.

Coutière a bien vu en comparant le crochet et son manche à un épipodite de Pénéidé réduit ; il a eu grandement raison de voir dans le tubercule sétigère une formation secondaire propre aux Eucyphotes ; mais pourquoi alors a-t-il voulu faire de ce tubercule une partie d'un appendice ancestral, une mastigobranchie ?

Voici comment j'explique les choses. L'extrémité d'un épipodite en forme de crochet, en oscillant, vient frotter l'article basilaire 2 (coxopodite) de l'appendice suivant et le frottement longtemps répété a pour but de développer un tubercule, c'est-à-dire une saillie de chitine, et sur celui-ci des poils. Il se passe là quelque chose de semblable à ce que nous avons rencontré chez les *Aristeus* (Voir p. 177 et fig. 67) où toutes les régions des flancs épiméraux frottées par les épipodites en lanière se transforment en bandes épaissies couvertes de poils. Au contraire, chez les Alphéidés et chez beaucoup d'Eucyphotes, les épipodites, plus courts, frottent les coxopodites et c'est sur ceux-ci que se développent des saillies couvertes de poils, les *tubercules sétigères*. Les *bandes sétigères épimérales* et les *tubercules sétigères coxopodiaux* auraient la même origine : ils seraient dûs au frottement des épipodites contre les flancs épiméraux et les coxopodites ; ils auraient le même rôle, celui de nettoyer les épipodites. Est-ce une raison parce que le hasard a fait porter les frottements des épipodites contre les coxopodites, de qualifier la formation sétigère d'épipodite ? D'ailleurs il faut remarquer que chez les Eucyphotes les épipodites des premiers segments thoraciques ne viennent pas frotter les coxopodites et que par suite il ne se forme pas de tubercules sétigères sur ces segments. Il faut remarquer également que, si le 8e segment ne possède pas de véritable

épipodite, il offre un tubercule sétigère, justement parce que le 7e épipodite vient frotter le coxopodite du 8e appendice.

Je rejette donc l'opinion de Coutière qui attribue 8 épipodites aux Alphéidés : le tubercule du 8e segment n'étant pas un épipodite il faut considérer le 7e épipodite comme le dernier, et diminuer dans le tableau précédent (p. 179) d'une unité tous les chiffres indiquant le nombre des épipodites.

§ 3. — Épipodites chez les *Reptantia*.

Ainsi les formations sétigères des flancs épiméraux et des articles basilaires dépendraient des frottements des épipodites ; de même la forme et l'ornementation (saillies chitineuses, poils) des épipodites doivent être fonction des frottements, et par suite des mouvements imprimés à ces fouets. Or, les mouvements des épipodites dépendent de ceux des appendices thoraciques : pattes en particulier ; il n'est donc pas étonnant que chez les formes marcheuses *(Reptantia)* les épipodites aient conservé une importance plus grande que chez les formes nageuses *(Eucyphota)*.

I. Homaridés-Thalassinidés. — *Homarus vulgaris* M.-Edw. — Chez les Homards, on retrouve des épipodites complets comme chez les Pénéidés ; ils forment de véritables cloisons entre les divers groupes branchiaux ; ce sont des lames qui reçoivent dans leur concavité antérieure les branchies : *a* en avant, *b* et *c* en arrière, *c* visible cependant partiellement sur le devant de la lame ; en arrière de chaque lame épipodiale se trouve un léger sillon.

J'ai porté mes observations sur le Homard (St-Vaast, septembre 97). Après avoir pratiqué une fenêtre dans le branchiostégite en regard des épipodites 5 et 6, j'ai constaté que quand les pattes remuent :

1° La face postérieure de l'épipodite 5 frotte sur la face antérieure de la branchie *6 a* qui est située immédiatement en arrière (frottement suivant la ligne du sillon) ;

2° La face externe de la branchie *6 a* et le bord externe de l'épipodite 5, qui est couvert de poils, frottent contre la face interne du branchiostégite ;

3° La base de l'épipodite 5, couverte de poils, frotte contre l'article basilaire de la patte 6, qui est également poilu.

L'animal étant *dans de l'eau carminée*, la matière colorante se dépose surtout sur les articles basilaires en arrière des épipodites : ce sont là les points d'entrée des courants afférents qui montent ensuite dans les sillons en arrière des épipodites.

J'ai eu l'idée de froisser l'épipodite 6 ; l'article basilaire 7 et d'une manière générale tout le sillon situé en arrière de l'épipodite 6 se sont alors fortement chargés de carmin, contrairement à l'article basilaire 6 et au sillon situé en arrière de l'épipodite 5.

D'une façon générale, la face externe des branchies se teinte fort peu, sauf quelquefois la ligne de séparation des branchies *a* et *c*, ce qui montre qu'il y a là une fente par laquelle l'eau s'insinue.

En réalité les frottements sont beaucoup plus complexes que ceux que nous avons indiqués plus haut.

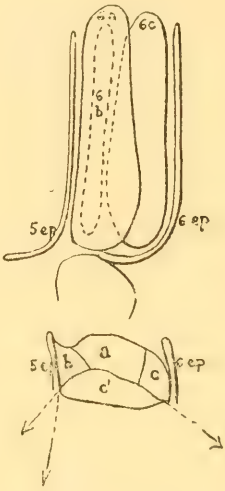


Fig. 68-69. — *Homarus vulgaris* M.-Edw. Schéma d'un groupe branchial (6e segment thoracique). Vue d'ensemble et coupe transversale. *a*, *b*, *c*, *c'*, diverses branchies ; *ep*, épipodite.

Quand l'épipodite n se déplace, il entraîne les branchies a^n, c^n, et même b^n, qui frottent, sans doute entre elles, mais d'une façon manifeste sur c'^n, qui est plus profonde ; l'épipodite n frotte, un peu sur c^n, mais surtout sur la face antérieure et le bord inférieur de la branchie b^{n+1} (l'épipodite se recourbant un peu sous *b*).

Ces frottements sont en rapport avec la marche de l'eau dans la chambre branchiale, marche qui est la suivante :

1° L'eau pénètre en glissant sur les articles basilaires dont les poils assez développés s'intriquent avec ceux des bases épipodites (et qui par conséquent sont comparables à ceux des tubercules sétigères) ;

2° Une partie de l'eau monte dans le sillon superficiel en arrière de l'épipodite, pour se diriger ensuite en avant et former une nappe entre les branchies et le branchiostégite ; cette eau doit passer sur les bords externes filtrants des épipodites, et sur les aspérités qui se dressent sur la face externe de la podobranchie (extrémités plus ou moins saillantes des filaments de *a*), aspérités qui viennent rencontrer des poils très développés garnissant la face interne du branchiostégite ; certains de ces poils offrent une ornementation en brosse d'un côté et en scie de l'autre ; d'autres sont ramifiés ; d'autres enfin sont comme articulés et présentent des sortes d'épines de distance en distance ;

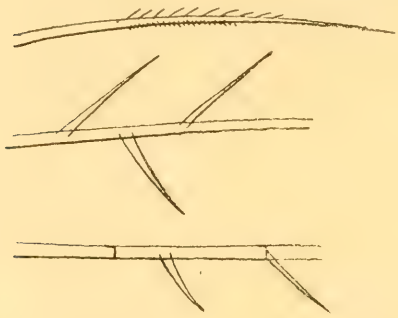


Fig. 70. — *Homarus vulgaris* M.-Edw. Ornementation des poils qui garnissent la face interne du branchiostégite.

3° Une autre partie de l'eau s'engage sous l'épipodite et sous *b*, dans un canal profond situé en avant de *c'* pour donner sans doute naissance à une nappe profonde ;

4° L'eau s'infiltre de la nappe superficielle vers la nappe profonde, et inversement de la nappe profonde vers la superficielle, par des sillons divers (*ac* en particulier).

Ainsi le nettoyage présente ici ce fait remarquable qu'il se fait par une sorte d'*auto-brossage* : les parties de même origine frottent les unes contre les autres, les faces postérieures des épipodites contre les branchies qui précèdent, les bases des épipodites, (encore un peu à la manière des Eucyphotes) contre les articles basilaires des appendices postérieurs ; enfin les branchies frottent contre le branchiostégite. Tous ces mouvements sont dûs à ceux des pattes thoraciques : *chez les Crustacés marcheurs la locomotion entraîne le nettoyage des branchies.*

Les procédés de nettoiement des branchies sont trop complexes

pour être suffisants, surtout chez un animal sédentaire comme le Homard.

Il est vrai que l'enlisement des branchies détermine des réflexes qui incitent le Crustacé, sinon à se déplacer, du moins à faire basculer ses membres.

1° Si l'on excite, avec l'extrémité d'une aiguille, l'une ou l'autre des faces du sillon qui sépare deux groupes branchiaux, n et n + 1 (face postérieure de l'épipodite n, et plus sûrement faces antérieures des branchies a^{n+1} et b^{n+1}) on constate que le membre n + 1 et souvent le membre n + 2 réagissent.

2° Si l'on excite la face antérieure de l'épipodite, vers la base, dans le voisinage des branchies *a* et *b*, le membre n réagit.

Astacus fluviatilis Auct. — Ces expériences nous ont conduit à examiner avec soin les *soies coxales* des Ecrevisses, qui viennent former des espèces de réseaux de filaments à la surface externe des branchies, réseaux qui rappellent un peu le feutrage constitué sous le branchiostégite du Homard par les filaments qui en dépendent, — et que j'ai décrits plus haut. Ces filaments ne sont pas plus homologues à des épipodites que les tubercules sétigères des Eucyphotes.

Fig. 71. — *Astacus fluviatilis*. Extrémité d'une soie coxale.

Gébies et Callianasses. — Chez les Thalassinidés les épipodites subissent une réduction progressive, et chez les seules formes que j'ai pu examiner à l'état vivant, les Gébies et les Callianasses, ils manquent complètement, ainsi que les podobranchies.

II. Palinuridés. — Chez la Langouste, la constitution et le fonctionnement de l'appareil branchial sont les mêmes que chez le Homard : chacune des quatre premières pattes thoraciques possède un grand épipodite, et j'ai pu observer des frottements entre les

divers groupes branchiaux et entre les diverses branchies de chaque groupe rappelant ceux que j'ai décrits plus haut chez le Homard (Voir page 182).

III. Galathéidés et Paguridés. — Chez les Galathéidés et chez les Paguridés, Crustacés qui se cachent en général sous les pierres ou dans les coquilles, les épipodites subissent rapidement une réduction considérable.

Le nombre variable des épipodites constitue pour J. Bonnier [E,88] un des caractères importants pour la détermination des *Galatheidæ* des côtes de France.

Epipodites sur les 3 premières pattes thoraciques (1)..	*G. squamifera.* *G. nexa.* *G. dispersa.*
Epipodite sur la première patte thoracique seulement.	*G. intermedia.*
Pas d'épipodites sur les pattes thoraciques.....	*G. strigosa.* *Munida et Diptychus.*

Or, la Galathée du dernier groupe, *G. strigosa* Fabr., est la seule qui se prête facilement à l'examen physiologique ; je ne fournirai donc aucun renseignement utile sur le rôle des épipodites chez les Galathées.

Chez celles-ci, à la réduction des épipodites correspond un perfectionnement considérable du nettoiement des branchies par les endopodites des pattes thoraciques (Voir le chapitre suivant) : les « pattes nettoyeuses » peuvent pénétrer dans la chambre branchiale par l'arrière de la carapace qui se soulève assez fréquemment.

Elles pénètrent de même chez les Pagures où la carapace, courte, s'éloigne des flancs épiméraux.

IV. Crabes. — Chez les Crabes, la réduction des épipodites se rencontre déjà chez les Dromiacés, qui ont conservé tant de caractères homariens.

Chez la *Dromia vulgaris* M.-Edw., forme très évoluée du groupe, en dehors des trois épipodites des pattes-mâchoires, qui chez tous les Crabes sont adaptés au nettoiement des branchies, on ne trouve plus qu'un rudiment d'épipodite sur la première patte thoracique.

(1) Il y a des épipodites sur les pattes-mâchoires 3 et 1.

J'ai noté avec soin le développement et la position des épipodites chez cette espèce.

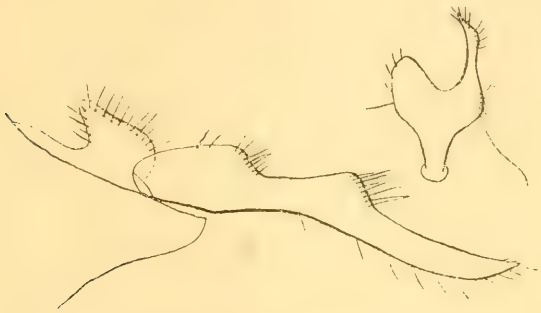


Fig. 72-73. — *Dromia vulgaris* M.-Edw. 3e et 4e épipodites.

L'épipodite de la patte-mâchoire 1, assez bien développé, composé d'une base large et d'un fouet très étroit, balaie la surface externe des branchies.

L'épipodite suivant porte la branchie *2 a* bien développée ; situé en avant des branchies épimérales *3 b* + *3 c*, il s'insinue plus ou moins sous la branchie *3 b*, surtout lorsque, prenant une disposition transversale, il s'incline en arrière.

L'épipodite de la patte-mâchoire 3 s'insère à la base d'une saillie sétigère de l'article basilaire, ne porte aucune branchie *(3 a = o)*, et passe en arrière du groupe *3 b* + *3 c*.

Le 4e épipodite, enfin, comprend deux branches, l'une courte, antérieure, l'autre plus longue, postérieure, embrassant la base de la branchie *4 c*, située immédiatement en arrière de *4 b*.

Il est intéressant de remarquer que le tubercule sétigère sur lequel s'articule le 3e épipodite est dû vraisemblement au frottement de l'épipodite immédiatement antérieur sur le coxopodite des 3es maxillipèdes, et rappelle par conséquent, par son origine, sa situation et son rôle, les tubercules sétigères des *Eucyphota* ; ce tubercule, situé du côté externe de l'article basilaire, se recourbe en dedans vers l'exopodite, et sa crête supérieure (ligne suivant laquelle s'effectue le frottement) est bordée de longs poils, qui nettoient, non seulement l'épipodite 2, mais aussi la branchie *2 a*.

Les épipodites ne jouent évidemment qu'un très faible rôle dans le nettoiement des branchies antérieures, qui sont relativement

réduites, sauf *2 a* qui, elle, est nettoyée par un mécanisme assez complexe : *2 c* manque, faute de place, semble-t-il ; *3 a* manque peut-être parce que le tubercule sétigère a pris sa place ; les groupes *3 b* + *3 c* et *4 b* + *4 c* sont réduits.

En revanche tout le groupe postérieur est bien développé : ces branchies sont les premières qui reçoivent l'eau pénétrant dans la chambre branchiale ; elles échappent à l'ensablement, grâce à l'habitat de l'animal et aussi à une disposition toute spéciale des branchies : celles-ci, au lieu d'être appliquées sur le flanc épiméral, sont arquées, et laissent entre elles et lui une sorte de tunnel postéro-antérieur pour le courant respiratoire, canal muni, tout à fait à sa partie postérieure, d'un appareil *filtrant*, formé par l'enchevêtrement de poils nombreux, et dont il serait intéressant de chercher l'origine par l'anatomie comparée.

Ceci explique que, chez les Dromies, les maxillipèdes postérieurs auxquels sont annexés les épipodites internes, ne présentent pas ces écarts fréquents que nécessite le nettoyage des branchies. Chez beaucoup de Crabes, au contraire, les mouvements de latéralité des maxillipèdes se répètent assez souvent et sont en rapport avec le mode de vie.

A cet égard, il est indispensable de distinguer (en dehors des Oxystomes que j'ai insuffisamment étudiés au point de vue physiologique) deux sortes de Crabes : ceux qui se sont adaptés à la vie fouisseuse *au moins pendant une certaine période* de leur développement phylogénétique, et ceux qui n'ont jamais recherché ce mode de vie.

Dans la première catégorie, on a tendance à placer, outre les Corystidés, les Cancéridés, les Portunidés, les Xanthidés (sens large) et les Pinnothéridés ; dans la deuxième, tous les Oxyrhynques.

J'examinerai avec un certain soin les cinq groupes de la première catégorie dans la deuxième partie de ce travail, et je discuterai, en me basant sur l'étude physiologique que j'ai faite, les affinités de ces divers Crustacés. Nous verrons que chez les formes *actuellement* fouisseuses, comme les Corystidés, les pattes-mâchoires, contribuant à former un appareil filtrant antérieur, les épipodites correspondants, le plus souvent immobiles, n'ont qu'un rôle assez faible dans le nettoyage des branchies.

Il n'en est pas de même chez les Oxyrhynques : chez ces Crustacés, les fouets épipodiaux sont toujours relativement bien développés, et leurs frottements répétés sur les branchies déterminent sur le bord des lamelles la formation des saillies chitineuses de diverses formes, qui constituent, dans leur ensemble, l'ornementation de ces organes.

§ 4. — Epipodites et ornementation de la branchie.

On remarque que d'une façon générale la forme des branchies est sous la dépendance du développement des épipodites.

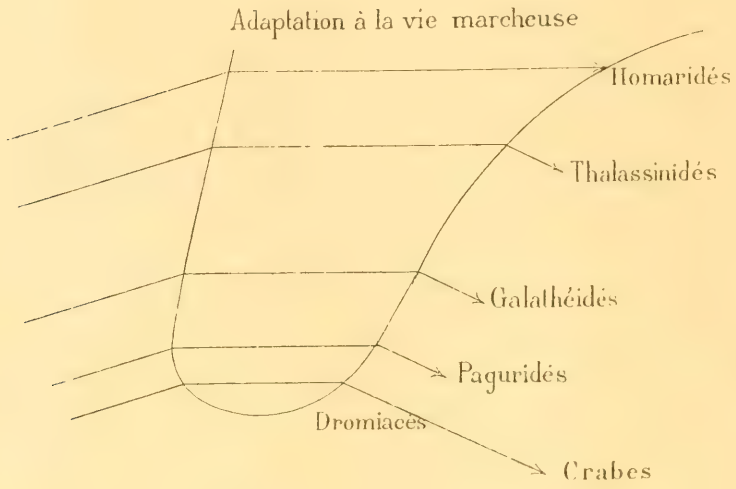
Toutes les fois que les épipodites des pattes thoraciques sont développés et entraînent dans leurs mouvements, non seulement les podobranchies, mais encore les arthrobranchies et les pleurobranchies, l'axe initial de la branchie produit des filaments en une multitude de points variés, et suivant des dispositions assez diverses. Il semble que les axes des branchies étant heurtés constamment les uns contre les autres, les filaments croissent aux points qui reçoivent les chocs les plus répétés. Au contraire *chez les formes où les axes des branchies deviennent immobiles*, au lieu de branchies en forme de brosses à bouteilles (trichobranchies), on a des *phyllobranchies*, c'est-à-dire des branchies à lamelles régulières.

Cette remarque montre l'importance de la considération des mouvements des branchies chez les Homaridés, et c'est pour cela que j'ai tenu à donner la description que l'on a lue plus haut (Voir p. 182).

Chez les Thalassinidés, où ces mouvements disparaissent progressivement, on trouve des branchies d'une forme toute particulière, qui rappelle cependant un peu celle présentée par les larves des Homards au moment où les branchies sont en train d'acquérir les filaments caractéristiques des Homaridés.

La forme de *trichobranchie* pourrait être donc considérée, non comme une disposition première, mais comme une *disposition acquise* par suite de l'adaptation des Pénéidés à la vie marcheuse, adaptation qui aurait été durable chez les Homaridés proprement dits, et passagère chez les Galathéidés, les Paguridés et les Crabes ; en effet dans ces derniers groupes la forme trichobranchie n'est elle-même que passagère.

Je compte développer plus tard ces considérations relatives aux Macroures et aux Anomoures, qui se résument dans le graphique suivant :



Ayant porté mon attention surtout sur les Crabes je vais montrer maintenant comment chez eux les frottements des épipodites des pattes-mâchoires contre les lamelles branchiales déterminent une ornementation particulière.

Les branchies des Crabes arrivées à leur complet développement sont disposées toutes sur une même surface les unes à côté des autres, et prennent, par pression réciproque, vaguement la forme d'une pyramide quadrangulaire : les faces latérales par lesquelles les branchies prennent contact sont planes et légèrement inclinées l'une sur l'autre ; la face interne présente un vaisseau saillant dans le plan médian (v. efférent) ; la face externe est, ou bien plane, ou bien constituée par une dépression médiane (v. afférent) comprise entre des sortes de lobes plus ou moins développés aux dépens des lamelles.

Tandis que l'épipodite 1 se déplace sur une surface tangente aux faces externes des branchies, l'épipodite 3 glisse sur une surface

tangente aux vaisseaux internes saillants. Aux points de tangence, les frottements développent des épaississements, des saillies chitineuses, qui dessinent des lignes variées à la surface des branchies.

En général les ornements développés sur le vaisseau interne ont la forme de *crochets* se détachant d'un mamelon plus ou moins prononcé ; du côté de l'insertion de la branchie, ces crochets sont dirigés vers la base de l'organe, du côté de la pointe, en sens inverse ; dans la région intermédiaire, il sont absents ou bien ont une *direction indifférente*. Ceci s'explique si l'on considère que le fouet épipodial occupe en général la région moyenne de la branchie, et que ses déplacements se font d'un côté et de l'autre symétriquement par rapport à cette région.

Les ornements développés sur la face externe sont plus variés ; ce sont en général des tubercules plus ou moins irréguliers bordant les lamelles, ou disposés entre elles, de manière à les maintenir écartées, à les empêcher de se toucher, et à favoriser ainsi l'imbibition par l'eau.

Cancer pagurus L. — Chez le *Cancer pagurus* L., j'ai observé d'une part les mouvements des épipodites (Voir plus haut p. 89) et d'autre part l'ornementation de la branchie et j'ai pu me rendre compte de l'exactitude de l'opinion que je viens d'exposer.

En général les épipodites voyagent entre la partie moyenne de la branchie et la base ; rarement ils font quelques excursions vers la pointe ; or, c'est précisément dans la première région que les saillies chitineuses sont le plus développées.

Le vaisseau interne *vi* (fig. 74 à 77) présente sur sa ligne médiane une rangée de longs poils recourbés à leur extrémité (d'après la règle indiquée précédemment).

Suivant les lignes latéro-internes *li* (lignes séparant les faces latérales de la face interne) les lamelles sont épaissies symétriquement sur les deux faces de manière à maintenir les lamelles écartées les unes des autres.

La face externe est creusée d'une légère dépression médiane occupée par le vaisseau afférent ; le bord postérieur de la dépression, assez proche de ce vaisseau, est marqué par une crête formée de tubercules alignés ; le bord antérieur est beaucoup moins net, car de côté les tubercules se correspondent mal.

Enfin à la limite de la face externe, *le*, s'observent des tubercules de formes très variées, ayant parfois l'aspect de gros crochets ou de têtes d'oiseaux *(aviculaires)*.

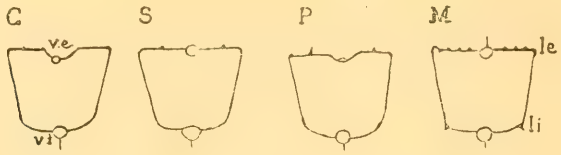


Fig. 74 à 77. — Ornementation progressive des lamelles branchiales chez les *Cancer (C)* et les Oxyrhynques : *Stenorhynchus (S)* et *Inachus*, *Pisa (P)*, *Maia (M)*. *vi*, vaisseau interne ; *ve*, v. externe ; *li*, ligne latéro-interne ; *le*, ligne latéro-externe.

Les poils des épipodites ont également une ornementation assez compliquée, en scie vers la pointe, en brosse à poils longs un peu plus en arrière.

Oxyrhynques. — Voyons maintenant l'ornementation progressive de la branchie chez les Oxyrhynques.

1° *Stenorhynchus phalangium* Pennant. — Chez cette espèce on observe quelques poils courts sur la ligne médiane du vaisseau interne ; la face externe est plane et présente de part et d'autre du vaisseau, à une certaine distance, une rangée de tubercules recourbés vers la base de la branchie.

Si l'ornementation extérieure de la branchie est encore très peu développée, en revanche toute la surface des lamelles est recouverte de saillies, extrêmement peu prononcées, et servant de base d'insertion à de très petites épines (fig. 78). Or, les lamelles sont très écartées les unes des autres, et l'on peut voir les poils des épipodites pénétrer et se déplacer entre elles.

C'est *là un mode tout à fait particulier de nettoyage de la branchie.*

2° *Inachus dorynchus* Leach. — Même ornementation externe ; aucune ornementation interne visible.

3° *Pisa tetraodon* Pennant. — Chez ce Crabe, les lignes *li* et *le* sont beaucoup plus nettes que chez les espèces précédentes, où la branchie avait souvent *(Inachus)* une forme vaguement triangulaire.

Vers la base, la ligne *le* est marquée par des épaississements du bord des lamelles en forme de tubercules ronds.

Sur la face externe, dans toute la longueur, on observe des tubercules, inconstants et disposés irrégulièrement et avec pointe dirigée vers la base ; on constate facilement que *tous ces ornements s'acquièrent progressivement avec l'âge.*

4° *Hyas araneus* L. — Ici le vaisseau interne présente des épines assez bien développées ; l'ornementation de toutes les lamelles rappelle celle des lamelles de la base chez les *Pisa* ; seulement les pointes médianes ont des formes variées (aviculaires), comme d'ailleurs les tubercules des lignes latérales *le*.

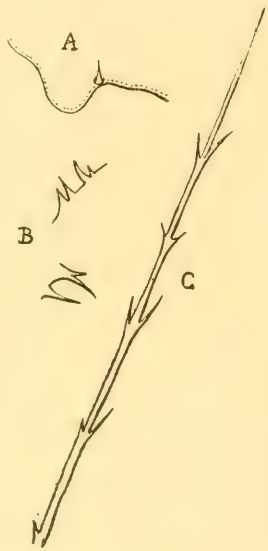


Fig. 78. — *Stenorhynchus phalangium* Pennant. Ornementation des poils des lamelles branchiales, du bord *(A)*, des faces *(B)*, et des épipodites *(C)*.

5° *Maia squinado* Herbst. — C'est chez le *Maia* que l'ornementation externe atteint son maximum de complication (fig. 77). Les lignes *li* sont marquées par des épaississements du bord des lamelles. Le vaisseau interne présente deux rangées de poils - crochets et le vaisseau externe une rangée (fait exceptionnel). D'une manière générale toute la face externe de la branchie est hérissée de saillies chitineuses, qui lui donnent un aspect tout à fait particulier, et qui sont dues vraisemblablement aux frottements des branchies contre le revêtement chitineux interne du branchiostégite, lui-même tout couvert de poils chitineux, courts, simples et barbelés.

Le Homard offre, comme nous l'avons vu, une disposition analogue; il est curieux de rencontrer chez des espèces si éloignées des formations similaires ; celles-ci sont peut-être dues à une *convergence physiologique* occasionnée par le genre de vie commun de ces deux animaux.

Quoi qu'il en soit les Oxyrhynques montrent nettement que l'*évolution de la branchie est fonction du développement des épipodites.*

CHAPITRE VIII

Etude physiologique des endopodites thoraciques (Pattes nettoyeuses).

Fritz Müller, dans un court mais fort joli mémoire sur les pattes nettoyeuses des Crustacés [D, a, 80], avait signalé l'ornementation variée des poils des épipodites, et soupçonné une ornementation correspondante de la branchie. Voici la description qu'il nous donne de cet organe chez un Telphusien d'Amérique : « Sur la ligne médiane, du côté qui regarde la face interne de la cavité branchiale, se trouve une rangée d'écailles qui ressemblent out à fait à des têtes d'oiseaux. Quand le fouet se balance entre les branchies et la paroi interne, les particules attachées aux poils sont détachées par ces aviculaires ». Cette disposition n'est pas exceptionnelle ; nous venons de voir combien elle est fréquente, sur l'une et l'autre face de la branchie, chez les Crabes de nos côtes ; le *Carcinus mœnas* Pennant lui-même la présente (voir fig. 123).

Fritz Müller, dans le même mémoire, décrit avec assez de soin les pattes nettoyeuses de certains Crustacés, et en particulier celles des Crevettes.

J'ai étendu ces observations à un assez grand nombre d'espèces vivant dans nos mers, appartenant aux groupes des Eucyphotes, des Homaridés-Thalassanidés, des Galathéidés et des Paguridés.

§ 1. Pattes nettoyeuses des Eucyphotes.

Fritz Müller a décrit comme pattes nettoyeuses, chez les Palémons, les pattes antérieures, et chez les Alphées et les Hippolytes, les deuxièmes pattes.

Nous devons à Coutière [A, 99], des considérations importantes sur la morphologie comparée de ces deuxièmes pattes chez les Eucyphotes primitifs. Les variations portent surtout sur la constitution du carpe : ez les *Caridina* et les *Thalassocaris*, il est

simple, tandis que chez les *Pandalus*, formes aussi primitives que les précédentes, il est divisé en un grand nombre d'articles, au point de ressembler à un fouet antennaire ; chez les Alphéidés, il comprend 5 articles en général ; chez les Hippolytidés, le nombre des articles est au contraire extrêmement variable :

Lysmata.....	n articles.
Amphiplectus..	
Merhippolyte ..	
Bythocaris	9 articles.
Nauticaris	7 articles.
Spirontocaris ..	
Cryptocheles ..	
Alope	
Hippolyte	3 articles.
Latreutes.....	
Platybema.....	1 article.
Caridion.....	

Chez les *Nika* enfin le carpe ressemble à un fouet antennaire.

D'après Ortmann, le caractère de la multiarticulation du carpe, si variable et si inconstant, est de récente apparition chez les Eucyphotes ; il a été acquis secondairement dans le but manifeste de *faciliter les mouvements de l'appendice* et d'*augmenter le champ qu'il explore.*

Bate [B, 88], en a fait la base de sa classification des Eucyphotes ; il distingue deux tribus : 1° celle des *Polycarpidea (Nikidæ, Alpheidæ, Hippolytidæ, Pandalidæ)* ; 2° celle des *Monocarpidea* (ex : *Palæmonidæ*). Coutière, qui adopte cette classification, remarque que le nombre maximum des épipodites est atteint fréquemment dans la tribu des *Polycarpidea*, à plusieurs égards plus primitive que celle des *Monocarpidea*, tandis que chez les *Palæmonidæ*, les épipodites thoraciques ont disparu totalement. « Il semble même, ajoute l'auteur, que l'on puisse établir, d'une façon très générale, une *corrélation entre la structure du carpe de la 2e paire et la simplification graduelle des formations épipodiales.* Parmi les Schizopodes, les Mysidés au moins présentent sur tous les appendices thoraciques la multiarticulation de la moitié distale. Parmi les Pénéides, *Stenopus* offre une division homologue du carpe, bien que très différente d'aspect sur les paires

4 et 5. Les Eucyphotes « *Polycarpidea* » conservent seulement la multiarticulation du carpe sur la deuxième paire, poussée fréquemment, il est vrai, à un degré qui rappelle de près *Stenopus (Nika, Pandalus)*. Puis ce caractère, après avoir éprouvé des variations très grandes, allant jusqu'à son absence presque totale *(Caridion)*, disparaît enfin chez les « *Monocarpidea* ». On pourrait tracer un tableau presque parallèle en ce qui concerne les formations épipodiales ; il faut faire toutefois cette restriction essentielle, formulée plus haut, que les deux ordres de faits sont comparables seulement de façon très générale. C'est ainsi que *Nika* manque d'épipodites, alors que le carpe de la 2e paire se montre dans ce genre semblable à un fouet antennaire ; la disposition inverse se remarque chez les *Caridina*, où le carpe est indivis. Les Alphéidés et surtout les Hippolytidés sont parmi les Eucyphotes ceux où le nombre des épipodites et celui des articles du carpe éprouvent les plus grandes variations, de façon indépendante le plus souvent ».

Il m'a paru intéressant de signaler ici cette corrélation entre les épipodites et les deuxièmes pattes, c'est-à-dire entre des organes ayant une fonction commune, le nettoyage de la chambre branchiale, et d'en chercher la raison.

Je n'ai pu faire malheureusement l'étude physiologique comparée des divers Eucyphotes mentionnés, — littoraux, des profondeurs, des récifs coralliens ; — je me contenterai donc d'émettre quelques hypothèses, en me basant sur les faits que j'ai observés chez les espèces les plus communes de nos côtes.

Observations sur les *Virbius* et les Palémons. — 1° Les *Virbius* littoraux offrent une *grande activité ;* en conséquence, ils présentent des chasses d'eau en arrière fréquentes et souvent vigoureuses. Dans ces conditions, *le nettoyage des branchies s'effectue d'une façon parfaite,* ce qu'on constate facilement en plaçant l'animal dans de l'eau chargée de poudres colorées.

2° Ces Crustacés étant surtout *nageurs*, on conçoit que les épipodites qui ne remplissent leur rôle que chez les *formes marcheuses*, où ils sont entraînés par les mouvements des pattes, aient perdu de leur importance et aient subi une réduction notable.

3° Comme le nettoyage des branchies est effectué par les chasses d'eau en arrière, ces organes n'ont pas besoin d'être remplacés par

les pattes nettoyeuses : le carpe au lieu d'être multiarticulé comme chez les Lysmates n'a que 3 segments.

J'ai d'ailleurs observé à plusieurs reprises (St-Vaast, août 1898, et Wimereux, août 1899) l'allure des pattes de la deuxième paire chez le *Virbius varians* LEACH, et je ne les ai jamais vues, même dans de l'eau assez fortement carminée, pénétrer franchement dans la cavité branchiale pour la nettoyer.

Souvent les pattes dites nettoyeuses se replient simultanément dans le plan sagittal pour venir brosser : *a*) les articles basilaires des pattes thoraciques ; *b*) les branchies postérieures (?) ; *c*) les pattes abdominales.

D'autres fois une patte, la gauche par exemple, nettoie les articles basilaires des pattes du même côté, puis le bord du branchiostégite opposé, sans pénétrer dans la cavité branchiale.

Chez les individus de couleur verte que j'ai examinés à Wimereux dans de l'eau légèrement carminée, et qui présentaient des chasses d'eau très actives, les pattes nettoyeuses fonctionnaient très peu ; chez les femelles transparentes, ces pattes nettoyaient les bords du branchiostégite et les œufs.

Les Palémons littoraux qui ont le même genre d'activité que les *Virbius* se comportent de même : chasses d'eau nettoyeuses, pas d'épipodites, pattes nettoyeuses externes (1re paire). Ou bien ces pattes brossent la ligne médiane sternale pour aller ensuite sous l'abdomen, ou bien elles frottent les articles basilaires, pénétrant parfois dans l'intervalle de deux articles, et arrivant ainsi à l'entrée de la chambre branchiale. Les pinces terminales sont garnies (*Palæmon squilla* L.), comme l'avait décrit Fr. MULLER chez une espèce d'Amérique, de poils ornés de diverses façons (barbelés, en scie à dents sur deux rangs, en scie à dents sur un rang, en scie à dents barbelées).

Observations sur les *Athanas* et les Alphées. — Ces Crustacés sont sédentaires ; ceux que j'ai observés vivaient, les uns (*Athanas*) dans la boue sous les pierres, les autres (Alphées) dans les racines vaseuses des *Posidonia*.

Chez eux les renversements se sont montrés trop espacés et trop faibles pour déterminer le nettoyage de la cavité branchiale.

Les épipodites, nombreux, peuvent contribuer à celui-ci ; mais il faut pour cela qu'ils oscillent, et que les pattes thoraciques soient en mouvement ; or, il semble au premier abord que ceci ne se réalise pas souvent chez ces formes sédentaires ; toutefois j'ai observé quelque chose de fort curieux chez les *Athanas nitescens* LEACH, à St-Vaast, puis à Wimereux ; il arrive que l'animal étant en repos, les deuxièmes pattes thoraciques présentent, pendant des périodes assez longues, des *mouvements rythmiques oscillatoires*, rapides (80 oscillations par minute), dans un plan tangent au branchiostégite, ce qui entraîne les mouvements des épipodites correspondants. Chez les *Athanas* chaque tubercule sétigère est représenté par un long poil en forme de corde sinueuse, transformé en brosse dans la

FIG. 79. — *Athanas nitescens* LEACH. Schéma de l'ornementation des poils sétigères.

région subterminale, et en harpons vers l'extrémité ; les cordes des segments thoraciques 5 et 6 se promènent à la surface accidentée des branchies, balayant et accrochant les particules étrangères, lorsque les deuxièmes pattes thoraciques oscillent.

Ces pattes qui oscillent sont précisément les pattes dites nettoyeuses ; grêles, elles peuvent se replier sur elles-mêmes de façon à venir nettoyer la ligne médiane sternale et les articles basilaires des pattes ; dans un cas je les ai vues pénétrer dans la cavité branchiale par la partie postérieure.

Ainsi il semble que *chez les Alphéidés sédentaires les épipodites et les pattes nettoyeuses contribuent au nettoyage des branchies* ; et il n'y aurait rien d'étonnant à ce que les formes où les épipodites disparaissent les pattes nettoyeuses prennent une plus grande importance. Chez les *Athanas* (7 épipodites), « la pince distale est de forme très simple, avec des doigts joignant exactement, presque glabres ou parsemées de quelques soies divergentes » [A, 99] ; au contraire chez les *Synalpheus* et les *Cheirothrix*, seules Alphéidés qui n'ont plus que deux épipodites, la pince a une ornementation qui a frappé tout particulièrement COUTIÈRE. « Chez *Synalpheus*, de volumineux

bouquets de soies sont situés irrégulièrement sur les doigts et sur le bord inférieur palmaire..... Chez *Cheirothrix*, la position de ces soies se régularise de façon singulière. Elles sont insérées sur les doigts très grêles, très réduits, et les rendent à peu près invisibles par leur grand développement. Ces soies sont en effet longues et fortement plumeuses, elles rappellent, par leur forme et leur fonction probable, les « fauberts » dont on munit les dragues ; ce sont des appareils collecteurs de petits organismes et des particules alimentaires de toute nature dans l'eau ambiante ».

Observations sur les *Nika* et les *Crangon*. — Les *Nika* présentent ceci de particulier : suivant les saisons ils ont un genre de vie absolument différent. Dans leur période d'activité, celle où nous les avons observés (St-Vaast, août 1898 ; Tamaris, septembre 1899), les chasses d'eau en arrière suffisent pour le nettoiement de la chambre branchiale, et je n'ai jamais constaté de mouvements spontanés ou provoqués des pattes nettoyeuses, qui, inégales, restent constamment repliées sur elles-mêmes.

Ces pattes doivent fonctionner pendant les périodes de vie sédentaire, alors que les chasses d'eau s'espacent et s'affaiblissent probablement ; en effet présentant un carpe multiarticulé, ces appendices paraissent bien appropriés à cette fonction.

Chez les *Crangon*, il en est peut-être de même ; les pattes nettoyeuses, lorsque les chasses sont prononcées, fonctionnent, mais seulement pour nettoyer l'extérieur de la carapace. Ayant placé de ces Crustacés dans de l'eau carminée, j'ai constaté qu'après toute chasse d'eau en arrière, ces pattes, grêles, viennent nettoyer toute la région sternale ; là se trouve une sorte d'épine contre laquelle elles se frottent pour se nettoyer à leur tour ; chez une femelle porteuse d'œufs, les incursions de ces appendices s'étendaient jusqu'à ceux-ci.

Résumé. — Chez les *espèces nageuses actives*, les épipodites des formes marcheuses disparaissent, et les pattes nettoyeuses ne sont plus adaptées qu'au nettoyage externe, le nettoyage de la chambre branchiale étant dû aux chasses d'eau en arrière.

Chez les *espèces sédentaires*, les épipodites sont conservés en général, et contribuent ainsi que les pattes nettoyeuses au nettoyage de la cavité branchiale.

Chez les *espèces tour à tour actives et sédentaires*, les pattes nettoyeuses ne fonctionnent sans doute que dans les périodes de sédentarité, alors que les chasses d'eau en arrière s'espacent et s'affaiblissent.

§ 2. — Pattes nettoyeuses des Homaridés-Thalassinidés.

J'ai montré ailleurs [C, 99] les diverses adaptations des pattes thoraciques chez les Homards, les *Nephrops*, les Gébies et les Callianasses, et comment les pattes de la cinquième paire qui nettoient primitivement les articles basilaires des appendices se mettent à nettoyer les branchies, qui n'en sont que des dépendances.

« Chez les Gébies, ces pattes nettoient plus particulièrement la ligne sternale, les articles basilaires des pattes, les sillons qui les séparent ; elles *franchissent facilement la ligne médiane*, vont du côté opposé, et, comme aucune barrière ne les arrête, elles *pénètrent dans la chambre branchiale opposée*, l'article terminal pointu glissant dans les sillons interbranchiaux et entre les filets branchiaux eux-mêmes, — elles arrivent même sur la face interne du branchiostégite opposé et la balaient avec la main qui est en forme de brosse. Quand le nettoyage de la cavité branchiale est effectué d'un côté par la patte du côté opposé, sa symétrique entre en activité, et les deux pattes viennent au dehors se frotter l'une contre l'autre. On peut provoquer ces mouvements en attouchant avec la pointe d'une aiguille la face interne du branchiostégite du côté où l'on veut produire le nettoiement, ou bien, si l'on a abattu à l'avance le branchiostégite, en déposant du carmin sur les branchies ; dans ce dernier cas les pattes de la quatrième paire concourent au nettoiement des branchies elles-mêmes ».

J'ai décrit la façon dont les Callianasses creusent leurs galeries et cimentent les parois intérieures : grâce à la filtration de l'eau à travers celles-ci, ces animaux n'éprouvent pas le besoin de nettoyer leurs branchies ; les pattes de la 5e paire n'entrent en fonctionnement que dans des circonstances exceptionnelles, par exemple quand un accident vient à troubler la pureté de l'eau (introduction du carmin).

Il est à remarquer que chez les Gébies et les Callianasses, l'évolution des pattes nettoyeuses correspond à la disparition des épipodites.

§ 3. — Pattes nettoyeuses des Galathéidés.

Chez les Galathéidés, où les épipodites sont en train de disparaître, et où la carapace a des mouvements d'écart assez fréquents, les pattes de la cinquième paire se sont également adaptées au nettoiement des branchies.

J. Bonnier a décrit ces pattes grêles et souples, garnies de poils.

J'ai fait de nombreuses observations sur les *Galathea squamifera* Leach qui possèdent encore trois épipodites (St-Vaast, individus provenant du Cavat ; 1898).

Dans leur *attitude ordinaire*, ces pattes sont repliées sur elles-mêmes ; les méropodites (2es articles) sont dirigés en avant : cachés d'abord en partie sous la lame épimérale du 1er segment abdominal, ils s'appliquent ensuite sur la face externe du branchiostégite ; les carpopodites (3es), de même longueur, sont repliés sous les méropodites ; les dactylopodites (5es) viennent ainsi se placer en arrière de l'article basilaire des quatrièmes pattes thoraciques.

1° Les pattes de la 5e paire peuvent nettoyer la *face dorsale du céphalo-thorax*, le *branchiostégite et son bord*, les *méropodites des pattes thoraciques*, la *face dorsale de l'abdomen*.

Pour cela le méropodite se déplace dans un plan tangent au branchiostégite, tandis que le carpopodite se défléchit plus ou moins.

2° Ces appendices peuvent nettoyer la *ligne médiane sternale* et les *articles basilaires des pattes*, successivement d'un côté et de l'autre ou simultanément.

Souvent le méropodite s'écarte du corps pour passer sous la quatrième patte thoracique et se diriger en avant ; il effectue en même temps un mouvement de rotation sur lui-même qui amène la face inférieure en haut ; le carpopodite se met en extension sur lui, et ainsi le dactylopodite, après avoir passé le long des articles basilaires des pattes atteint la base des pattes-mâchoires et la région buccale (allant peut-être chercher dans cette région le produit d'une sécrétion buccale).

3° Les pattes, enfin, peuvent pénétrer dans la *cavité branchiale*, pour nettoyer les branchies. On provoque d'ailleurs assez difficilement

ces derniers mouvements. L'introduction de carmin par la partie postérieure du bord du branchiostégite ne détermine pas en général la réaction immédiate des pattes nettoyeuses. Un jour comme j'avais placé une Galathée dans une eau légèrement carminée, ces pattes n'ont pas bougé pendant plusieurs heures ; mais elles sont entrées immédiatement en fonction dans l'eau pure.

Pour le nettoyage des branchies, le méropodite se rejette en arrière en effectuant un mouvement de rotation de 180° autour de l'extrémité proximale, et en maintenant toujours la même face vers le haut ; —le carpopodite se place en dedans au lieu d'être en dehors, le dactylopodite s'engage sous le bord postérieur du branchiostégite, puis pénètre dans la chambre branchiale quand le méropodite achève le mouvement de rotation commencé.

Chez les Porcellanes, les cinquièmes pattes thoraciques sont également des pattes nettoyeuses.

Les *Porcellana platycheles* Pennant qui vivent constamment appliquées sous les rochers offrent une très grande sensibilité à la lumière. Exposé au soleil, un de ces Crustacés perd rapidement tous les réflexes qu'il présente habituellement, pour les recouvrer peu à peu quand on le soustrait à cet agent inhibiteur ; les pattes postérieures seules conservent leurs mouvements.

Chez les *Porcellana longicornis* Pennant, les pattes nettoyeuses entrent en fonctionnement surtout après les renversements qui, chez cette espèce, sont assez accusés ; elles nettoient en général le bord du branchiostégite, et le dessous de l'abdomen, qui présente souvent des battements répétés ; quelquefois elles pénètrent, par un mouvement de rotation compliqué, dans la chambre branchiale.

Déjà Fritz Müller [D, a, 80] avait décrit le rôle de ces pattes chez une Porcellane qui était l'hôte d'un gros vers tubicole *(Chætopterus)* sécrétant beaucoup de mucus. Une femelle munie d'œufs, conservée longtemps en vie, ne laissait pas ses pattes postérieures en repos : « tantôt elle les enfonçait profondément dans sa chambre branchiale, tantôt elle les promenait sur le dos, parfois même elle les introduisait parmi les œufs, comme un boulanger introduit ses mains dans la pâte ».

§ 4. — Pattes nettoyeuses des Paguridés.

Chez les Paguridés, grâce au genre de vie tout spécial de ces animaux : 1° l'abdomen et la partie postérieure du céphalothorax sont décalcifiés ; 2° les pattes postérieures de l'abdomen et les quatrième et cinquième paires thoraciques sont transformées ; courtes, elles présentent vers leurs extrémités des aires rugueuses, toutes couvertes *d'écailles*, vraisemblablement dues au frottement de la chitine contre les parois accidentées des coquilles.

L'étude comparée de ces pattes chez les divers Paguridés serait du plus grand intérêt ; les aires rugueuses, d'après les observations et les expériences que j'ai faites (section totale ou partielle de ces aires), servent à la progression de l'animal dans sa demeure, et n'ont aucune relation avec une autre fonction remplie par certains de ces appendices, le nettoiement des branchies.

Voici à ce sujet ce qui se passe chez les *Eupagurus bernhardus* L.

Observations et expériences sur les *Eupagurus bernhardus* L. — Les cinquièmes pattes thoraciques sont douées d'une grande mobilité et semblent particulièrement destinées à nettoyer : les aires rugueuses ont une faible étendue ; les poils par contre ont une ornementation compliquée (une ou deux rangées de crochets sur une face, une multitude de petites saillies chitineuses sur l'autre) par rapport à ceux des quatrièmes pattes thoraciques (prolongements en forme d'épines).

Le fonctionnement des pattes thoraciques postérieures se perfectionne avec l'âge, à mesure que les chasses d'eau en arrière s'affaiblissent.

J'ai examiné d'abord les jeunes Pagures qui pullulent sur la plage de St-Vaast, — ces Pagures qui vont d'une coquille à l'autre et qui ont des mœurs si curieuses, décrites par M. Bouvier ; en plongeant ces Crustacés dans de l'eau carminée, j'ai constaté de temps à autre des chasses en arrière, et plus rarement encore des mouvements des pattes nettoyeuses.

Obs. faite le 8 septembre 1897 sur un très jeune Pagure. — Pendant les dix premières minutes, 4 chasses en arrière ; à la onzième minute, nouvelle chasse, et mouvements réactionnels de la

cinquième patte : après la sortie d'une bouffée de carmin par le bord postérieur du branchiostégite, cette patte a effectué quelques contorsions et a essayé de pénétrer dans la chambre branchiale, mais, après des essais infructueux, elle est rentrée dans l'immobilité complète.

Il faut peut-être chercher dans ce mouvement réactionnel l'origine de l'adaptation de ce membre, déjà réduit par suite de son rôle locomoteur, au nettoyage de la cavité branchiale. Chez les jeunes, il fonctionne rarement et semble peu habile ; chez les adultes, il fonctionne fréquemment et réagit beaucoup plus facilement, comme l'ont montré nettement les expériences que j'ai pratiquées chez les adultes.

Exp. faites en septembre 1897 sur des Pagures adultes. — En déposant du carmin le long du bord du branchiostégite, bord qui est garni de soies filtrantes, une partie de la matière colorante est arrêtée, et l'autre pénètre dans la chambre respiratoire et vient salir les branchies ; immédiatement les pattes postérieures pénètrent dans la chambre branchiale pour nettoyer ces organes.

Exp. 7 septembre 1887. — Ayant coupé les articles terminaux de la patte nettoyeuse droite (cinquième), j'ai constaté que, après le dépôt du carmin, le moignon exécutait des contorsions désespérées, comme pour amener l'extrémité supprimée à nettoyer les branchies ; pendant ce temps le membre symétrique nettoyait avec fureur la face externe du branchiostégite gauche, son bord cilié, et la cavité branchiale correspondante, qui étaient dans un état de propreté parfaite.

Exp. 8 septembre 1897. — Le lendemain matin, ayant repris cette expérience avec le même animal, j'ai constaté que l'introduction du carmin dans la chambre branchiale gauche ne provoquait ni les mouvements du moignon, ni ceux de l'appendice opposé ; au contraire l'introduction des grains colorés dans la chambre droite déterminait des mouvements coordonnés de celui-ci.

Ainsi, *en une nuit, j'ai pu supprimer la coordination si remarquable des mouvements des deux côtés.*

Dans toutes ces expériences, les quatrièmes pattes n'ont réagi dans aucun cas.

A Arcachon (septembre 1898) j'ai observé les mêmes Pagures dans des coquilles globuleuses, ne permettant que la protection de l'abdomen ; j'ai remarqué que, tandis que les quatrièmes pattes étaient constamment dirigées en arrière, immobiles, et appuyées contre le bord rugueux du péristome, les cinquièmes pattes étaient douées de mouvements fréquents et variés : elles frottaient la face ventrale de l'abdomen, la ligne sternale thoracique, et s'avançaient parfois jusqu'aux pattes-mâchoires externes ; de temps à autre, elles pénétraient dans les chambres branchiales.

Observations sur les autres Pagures.— Chez les *Clibanarius misanthropus* Risso, les *Eupagurus anachoretus* Risso, et les *Diogenes pugilator* Roux, les mouvements des cinquièmes pattes suivent presque toujours les renversements ; chez les premiers, la pénétration de la patte nettoyeuse dans la cavité branchiale se fait souvent avec une certaine difficulté.

Chez les *Paguristes maculatus* Risso, les pattes nettoyeuses fonctionnent assez fréquemment, surtout chez les femelles porteuses d'œufs ; on sait que celles-ci portent leurs œufs (de couleur jaune-orange) dans un grand sac ovigère situé à gauche de l'abdomen ; les pattes nettoyeuses sont alors presque constamment en mouvement ; elles frottent la face externe du branchiostégite, quelquefois sa face interne ; la patte gauche va brasser les œufs, évoluant entre les parois de la poche ou les œufs, ou même à l'intérieur même de leur masse.

On voit encore, d'après ce dernier exemple, que c'est toujours chez les formes à renversements peu prononcés que les pattes nettoyeuses fonctionnent le mieux.

§ 5. — Pattes nettoyeuses des Crabes.

Chez les Crabes primitifs les pattes postérieures sont réduites, mais elles acquièrent un rôle particulier : celui de fixer des corps étrangers sur la carapace du Crabe (modification du rôle nettoyeur).

Chez les Crabes qui vivent dans le sable ces pattes deviennent fouisseuses, acquièrent par suite un développement relatif assez considérable, et perdent complètement leur rôle nettoyeur.

CHAPITRE IX.

Étude physiologique des antennes et des appendices buccaux.

Si le renversement du courant respiratoire influe sur le fonctionnement et la constitution des pattes nettoyeuses, il modifie d'une façon beaucoup plus profonde encore les antennes et les appendices buccaux (mâchoires, pattes-mâchoires).

Pour bien comprendre ces modifications, il faudrait faire une étude physiologique minutieuse de ces divers appendices; or, cette étude est très difficile, vu la céphalisation assez prononcée de tous les Crustacés Décapodes.

Un fait assez général chez ces animaux est le nettoiement des antennes par les pattes-mâchoires externes rapprochées l'une de l'autre en extension; il en résulte une certaine *corrélation entre les mouvements des antennes et ceux des maxillipèdes postérieurs.*

Espèces fouisseuses. — Chambre prostomiale. — Chez toutes les formes qui s'adaptent à la vie fouisseuse, on observe que ces appendices prennent et conservent pendant une durée plus ou moins longue des attitudes particulières.

Un premier exemple est fourni par le *Diogenes pugilator* Roux, petit Pagure fouisseur qui présente des renversements prolongés. Les articles basilaires des antennes bien développés maintiennent le sable de chaque côté; les fouets, qui avec leurs deux rangs opposés de longues soies ressemblent à des plumes, se couchent sur le sable et en maintiennent ainsi les particules constituantes. Entre elles se trouve une dépression où se dressent les pattes-mâchoires: celles-ci sont fléchies sur elles-mêmes et sont garnies, au point de flexion, de nombreux poils, qui forment une sorte de barrière filtrante au-devant de la dépression. Ces poils, très sensibles aux attouchements, peuvent être le point de départ de réflexes, déterminant des mouvements de tous les maxillipèdes (endopodites

et exopodites) et finalement le nettoiement des antennes et des appendices buccaux.

Un deuxième exemple est fourni par l'*Atelecyclus*, Crabe dont j'ai décrit l'enfouissement [C, 99]. Les articles basilaires des antennes et les pattes-mâchoires constituent une sorte de chambre filtrante antérieure, que l'on nomme *chambre prostomiale*, et qui est caractéristique de beaucoup de Crabes primitifs.

Cette chambre a pour effet, une fois que le courant inverse est établi (Voir plus haut p. 133), de maintenir le sable autour des antennes et des appendices buccaux et de ne laisser passer que l'eau au-devant de la bouche et dans les gouttières occupées par les scaphognathites.

Toute chambre prostomiale admet un orifice antérieur que le Crabe façonne à la limite du sable et de l'eau, et deux orifices postérieurs, droit et gauche, qui font communiquer la chambre avec les gouttières des scaphognathites.

Un certain nombre d'appendices peuvent contribuer à former l'*orifice antérieur* :

1° Les *antennules*, et en particulier leurs articles basilaires, mobiles, gros, souvent saillants et poilus ;

2° Les *antennes*, et en particulier les deuxièmes articles basilaires (ceux qui font suite aux tubercules urinaires) qui se dressent de chaque côté des articles basilaires des antennules ;

3° Les *pattes-mâchoires postérieures*, par leurs méropodites et leurs carpopodites.

En outre :

1° Au-dessus des antennules, le front s'avance plus ou moins ;

2° Entre les antennes et les pattes-mâchoires, se trouvent la paroi orbitaire inférieure et l'extrémité antérieure du rebord ptérygostomien, qui prennent parfois un développement assez considérable.

Par suite des frottements contre le sable, toutes ces pièces peuvent s'hypertrophier de façons variables et se couvrir de poils. Ceux-ci, outre leur rôle filtrant, peuvent avoir un rôle avertisseur : il suffit d'attoucher avec une aiguille les antennules pour ranimer chez un Crabe mourant *(Maia)* les mouvements du scaphognathite ; quand on excite de même les poils du bord antérieur des maxillipèdes chez un *Atelecyclus*, l'ouverture de la chambre prostomiale se resserre en une simple fente et les mouvements du scaphognathite sont

modifiés de façon à produire des chasses d'eau en avant qui dégagent l'entrée de cette chambre.

La chambre prostomiale a pour plafond l'*épistome*; celui-ci est limité en arrière par une crête plus ou moins saillante, l'*endostome*, qui le sépare plus ou moins des gouttières des scaphognathites.

Les *orifices postérieurs*, qu'on pouvait appeler *prélabiaux*, sont constitués par des lobes particuliers, les *lacini*, qui se développent sur les endopodites des maxillipèdes antérieurs, et qui s'appliquent parfois contre la crête de l'endostome. Celles-ci sont d'ailleurs mobiles, et par suite l'ouverture des orifices varie.

Espèces non fouisseuses. — Orifices antérieurs. — Des renversements prolongés ou répétés peuvent se présenter en dehors des espèces fouisseuses ; dans ce cas, s'il ne se forme pas de chambre prostomiale, il se constitue des *orifices dits* fort improprement *expirateurs*, puisqu'ils n'ont de raison d'être que quand ils sont *inspirateurs* (ce sont souvent les *orifices prélabiaux* modifiés). Ceci s'observe chez les Porcellanes, les Scyllares et les Crabes Oxystomes, Crustacés qui présentent fréquemment des oscillations de l'eau dans la chambre branchiale.

Chez tous ces animaux, les pattes-mâchoires externes forment une sorte d'opercule pour le cadre buccal.

Chez les Porcellanes, les orifices sont constitués par les dents du front rabattu en avant presque jusqu'au bord antérieur des pattes-mâchoires.

Chez les Scyllares, les orifices, à bord cilié, sont formés par les deuxièmes pattes-mâchoires.

Chez les Oxystomes, ils sont limités par les lacini des premières pattes-mâchoires, alors que les exopodites des troisièmes pattes-mâchoires viennent recouvrir plus ou moins un canal creusé dans le rebord ptérygostomien, et qui sert à l'entrée de l'eau dans le cas où le courant est direct, à sa sortie dans le cas contraire.

Les modifications des gouttières respiratoires latérales, et des orifices antérieurs ont attiré depuis longtemps l'attention des zoologistes, et ont fait en particulier l'objet des recherches de M. Bouvier. Malheureusement je n'ai pu étudier, parmi les Oxystomes, que les Ebalies et les Calappes.

Chez les *Ebalia Bryerii* Leach, les pattes-mâchoires postérieures forment deux volets qui recouvrent le cadre buccal, et le débordent

même latéralement par suite de l'élargissement des exopodites ; elles sont douées de mouvements variés : mouvements d'abaissement et de latéralité ; c'est sans doute en frottant contre les rebords ptérygostomiens que les exopodites ont acquis leur développement ; quand les deux pattes-mâchoires s'écartent symétriquement, les articles distaux nettoient fréquemment les régions orbitaires et périorbitaires ; elles s'écartent asymétriquement, quand l'une d'elles vient brosser l'autre. Assez souvent, quand le courant commence, les méropodites des pattes-mâchoires s'abaissent, tandis que les premiers articles des endopodites restent immobiles.

Chez les *Calappa granulata* L., quand le courant est direct, l'eau sort en avant par deux orifices bien limités et contigus, en acquérant une *assez grande vitesse* : le jet expirateur, très étroit, atteint souvent un point assez éloigné ; on comprend que, dans ces conditions, l'eau, aspirée par la chambre branchiale, puisse l'être dans des régions voisines du jet expirateur ; d'un côté et de l'autre de celui-ci se trouvent des courants dirigés en sens contraire et s'engageant plus ou moins sous les exopodites des pattes-mâchoires. J'ai retrouvé un pareil voisinage entre les courants inspirateurs et expirateurs chez les Dromies : les premiers s'établissent en dessous des exopodites des maxillipèdes postérieurs pour atteindre le bord antérieur du branchiostégite ; or, on sait que les Dromies ont beaucoup d'affinités avec les Dorippidés, Crabes Oxystomes assez primitifs.

Fig. 80. — *Calappa granulata* L. Disposition des antennes et des voies respiratoires. Les maxillipèdes 3 et 2 ont été enlevés ; on voit à gauche le maxillipède antérieur droit avec son palpe exopodial et sa lacini (endopodiale) celle-ci s'avance au devant de la gouttière expiratrice.

Chez les *Calappa*, outre les mouvements des pattes-mâchoires postérieures, on observe des mouvements plus ou moins indépendants des lacini des pattes-mâchoires antérieures,

lacini qui contribuent à constituer les canaux dits expirateurs.

Quand le courant est direct, les lacini limitent des orifices très étroits, ce qui détermine l'augmentation de la vitesse du courant à sa sortie, momentanément du moins, car petit à petit la vitesse diminue, les lacini s'écartent progressivement, et les orifices s'élargissent de même.

Au moment des renversements, les pattes-mâchoires s'écartant une ou deux fois, les lacini s'abaissent brusquement, pour se rapprocher ensuite.

Dans les alternatives de chasses en arrière et de chasses en avant (mouvements oscillatoires), les troisièmes pattes-mâchoires oscillent latéralement, les extrémités de leurs endopodites nettoyant les orifices antérieurs, dont l'ouverture subit des dilatations et des contractions successives, mais pas très considérables.

Beaucoup des mouvements décrits peuvent être déterminés par des attouchements du bord antérieur des maxillipèdes qui est extrêmement sensible.

Résumé. — *Les antennes et les appendices buccaux s'adaptent au renversement du courant respiratoire.*

Dans le cas des espèces fouisseuses, ils contribuent à la formation d'une chambre filtrante, dite chambre prostomiale.

Dans celui des espèces non fouisseuses, les pattes-mâchoires délimitent des orifices particuliers, qu'on pourrait appeler *orifices prostomiaux ou prélabiaux*, selon qu'ils sont formés surtout par les pattes mâchoires postérieures ou par les pattes mâchoires antérieures.

Ces adaptations expliquent les modifications morphologiques considérables des antennes et des appendices buccaux, modifications qui constituent d'excellents caractères pour les zoologistes qui s'occupent de systématique.

Dans la deuxième partie de ce travail, nous allons montrer comment les changements dans la fonction entraînent les changements dans la forme.

Je prendrai comme exemple les Crabes qui présentent à des degrés divers une chambre prostomiale : Corystidés, Portunidés, Xanthidés, Pinnothéridés, et je discuterai, en m'appuyant sur l'étude physiologique que j'ai faite de ces animaux, les affinités de ces divers groupes.

DEUXIÈME PARTIE

CONSÉQUENCES MORPHOLOGIQUES ET PHYLOGÉNIQUES.

CHAPITRE PREMIER.

La chambre prostomiale des Corystidés.

Le groupe des Corystidés, qui comprend des espèces profondément adaptées à la vie fouisseuse et à caractères primitifs, est pour nous du plus grand intérêt. Voici pourquoi.

Chez toutes les formes fouisseuses, le courant respiratoire se renverse pendant une durée parfois considérable ; ce qui entraîne des modifications notables des antennes et des appendices buccaux.

Le renversement du courant respiratoire a été trouvé chez les deux formes étudiées (*Corystes*, d'après Garstang [D, a, 96], *Atelecyclus*, d'après moi-même [C, 99]), et les antennes et les appendices buccaux constituent chez toutes les espèces une sorte d'antichambre respiratoire, munie d'appareils filtrants variés, désignée par Garstang *(Corystes)* sous le nom de *chambre prostomiale*.

Les pédoncules antennaires, bien développés, et à deuxième article souvent encore mobile, ont en général une part importante dans la constitution de cette chambre ; celle-ci est fermée en partie par les pattes-mâchoires externes, qui s'avancent au delà du cadre buccal.

Ce sont là, à certains égards, des caractères primitifs, mais aussi et avant tout, des caractères accentués par le genre de vie.

Chez certaines formes, la paroi orbitaire inférieure et le prolon-

gement ptérygostomien antérieur prennent une importance assez considérable.

Nous allons voir en effet que la chambre prostomiale se constitue chez les Cosystidés de façons variées, et il serait peut-être utile, bien que le groupe des Corystidés soit admis par tous les carcinologistes contemporains et considéré comme la souche ancestrale des Cyclométopes (Portunidés, Xanthidés) et par suite des Catométopes, il serait utile, dis-je, de rechercher *si la ressemblance des divers Corystidés n'est pas due à des convergences adaptatives.*

J'ai étudié, sur le vivant, l'*Atelecyclus heterodon* Montagu qu'à Arcachon on ramène assez fréquemment des profondeurs sableuses.

Les collections du Muséum m'ont fourni pour l'examen morphologique :

1° *Corystes cassivelaunus* Pennant (= *C. dentatus* Fabr.) ; La Rochelle, d'Orbigny.

2° *Pseudocorystes armatus* M.-Edw. ; San Lorenzo (Pérou), Serres.

3° *Corystoïdes abbreviatus* M.-Edw. ; Montevideo, Hassler.

4° *Hypopeltarion spinulosum* White. ; Cap Horn, Mission.

5° *Atelecyclus dentatus* Montagu ; Golfe de Gascogne, Talisman.

6° *Thia polita* Leach ; Naples, Laboratoire.

7° *Telmessus serratus* White ; Japon, Franck.

8° *Osachila tuberosa* Stimpson ; St-Vincent, Agassiz (Blake).

Je vais faire l'étude comparée de la chambre prostomiale chez ces diverses espèces.

Corystes cassivelaunus Pennant. — La chambre prostomiale chez les *Corystes* a été bien décrite par Garstang [D, a, 96] ; je renvoie à son mémoire, et ne donnerai ici qu'un aperçu topographique de l'antichambre respiratoire.

Quand les antennes et les appendices buccaux sont disposés de façon à constituer cette chambre, et qu'on les regarde par leur face ventrale, on aperçoit l'ouverture externe limitée de la façon suivante, — d'arrière en avant :

1° Par le bord interne et l'extrémité arrondie de l'*avancée* des méropodites des maxillipèdes postérieurs (fig. 81, *am*) ;

2° Par les bords internes des articles basilaires, 2, 3 et 4 des antennes externes, articles qui sont disposés à angle droit les uns

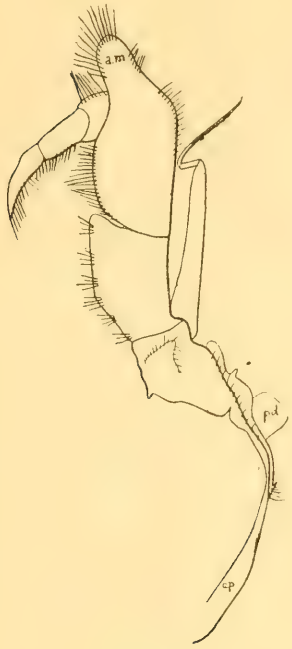


Fig. 81. — *Corystes cassivelaunus* Pennant. 3e maxillipède gauche. *am*, avancée du méropodite ; *ep*, épipodite ; *pd*, podobranchie.

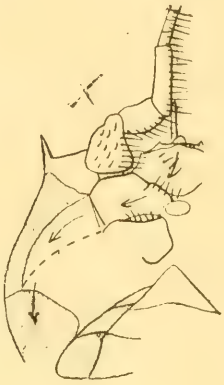


Fig. 82. — *Corystes cassivelaunus* Pennant. Marche de l'eau dans la chambre prostomiale (les appendices buccaux ont été enlevés sauf les mandibules).

sur les autres, de façon à amener presque dans le plan sagittal les deux fouets antennaires ; toutes ces pièces sont situées sensiblement au même niveau, et sont munies de longs poils, formant un filtre pour l'ouverture décrite (fig. 82).

Cette ouverture qui conduit dans une cavité profonde laisse apercevoir seulement les deux antennules repliées longitudinalement dans deux fossettes séparées par une crête médiane.

Si on écarte les maxillipèdes postérieurs, on aperçoit les deux gouttières respiratoires qui aboutissent obliquement à la rencontre l'une de l'autre, sur la ligne médiane ; en avant, sur un plan un peu plus inférieur, se trouve l'épistome, petite cuvette vaguement pentagonale, séparée par deux très légères crêtes des gouttières.

Les maxillipèdes étant en place, leurs carpopodites atteignent le niveau de l'épistome, mais les avancées méropodiales vont jusqu'à la base des antennules.

Voici maintenant quelle est la marche du courant inverse.

L'eau arrive par l'ouverture externe que j'ai décrite il y a un instant, ou bien par une cheminée formée par la rencontre des deux rangées de poils qui garnissent les articles 4 et les fouets antennaires d'un côté avec les deux rangées similaires de l'autre côté.

Elle passe ensuite dans la cuvette de l'épistome, qui est garnie de quelques poils, puis, franchissant une crête surmontée d'une houppe de poils, elle pénètre dans l'une ou l'autre des gouttières des scaphognathites.

Pseudocorystes armatus M.-Edw. — La chambre prostomiale est aussi prononcée que chez les *Corystes*, mais elle n'est pas constituée exactement des mêmes pièces.

1° Les maxillipèdes postérieurs (fig. 84) ont une configuration différente : les articles terminaux paraissent être fréquemment en état d'extension sur les articles 1 et 2 (= Anomoures) ; ils sont poilus et prennent part à la constitution de l'ouverture de la chambre prostomiale.

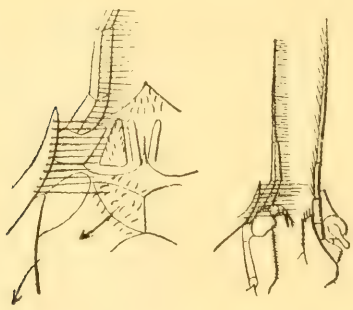


Fig. 83-84-85. — *Pseudocorystes armatus* M.-Edw. 1re figure : antennes, antennules et épistome ; 2e fig. : maxillipède postérieur, avancée prostomiale et antenne ; 3e fig. : avancée prostomiale, antenne et orbite.

2° Un prolongement antérieur du bord ptérygostomien en forme de saillie pointue et courbe (de dent) cache (fig. 85) l'article 2 des antennes externes, situé dans le voisinage du pédoncule oculaire. Son bord antéro-interne est garni de poils extrêmement longs qui forment comme une sorte de rideau au-devant des articles terminaux des maxillipèdes.

3° Les divers articles des antennes externes et la hampe sont placés dans le prolongement les uns des autres, et sont garnis sur leur face antérieure de poils disposés régulièrement.

L'orifice externe de la chambre prostomiale est double ; il comprend :

1° Un orifice postérieur situé entre les extrémités des maxillipèdes ;

2° Un orifice antérieur, limité par le bord antérieur de ceux-ci, par le bord antéro-interne de l'apophyse ptérygostomienne, et par les articles terminaux des antennes.

En écartant les maxillipèdes, on découvre une excavation assez profonde, dont le fond est garni abondamment de poils ; par l'orifice externe postérieur, on aperçoit l'*épistome tout poilu* et le commencement des gouttières.

Voici quelle est la marche présumée de l'eau (fig. 83).

Elle entre évidemment par les deux orifices externes décrits, dont les bords sont garnis de poils filtrants : les poils d'une antenne rejoignent ceux de l'antenne opposée, et forment une sorte de rideau au-dessus de l'ouverture, rideau qui se continue plus en arrière grâce aux poils des apophyses ptérygostomiennes et à ceux des maxillipèdes.

Une fois que l'eau a pénétré dans la chambre, elle glisse vraisemblablement sous le front, les antennules, l'épistome, pour atteindre les gouttières des scaphognathites ; elle rencontre ainsi une série de barrières filtrantes :

a) En avant, la face inférieure du rostre est poilue ;

b) Les antennules se replient en long de chaque côté d'une crête médiane qui en gagnant le rostre va en s'effaçant ; leurs articles basilaires saillants sont poilus sur les bords ;

c) Une légère crête, glabre, se détachant en blanc, sépare les fossettes antennulaires de l'épistome poilu ;

d) Celui-ci est en presque continuité avec les gouttières; les crêtes de séparation, peu prononcées, sont dissimulées par des poils abondants qui garnissent l'épistome et envahissent les gouttières dans le sens de la pénétration de l'eau.

La chambre prostomiale du *Pseudocorystes armatus* M.-Edw.

n'est pas constituée par les mêmes parties que la chambre analogue des *Corystes;* les antennes chez les *Pseudocorystes* passent au second rang, tandis que le premier est pris par les prolongements ptérygostomiens antérieurs ; nous retrouverons ailleurs (Voir plus loin, p. 281) cette disposition.

De plus, le filtrage de l'eau, au lieu de se faire simplement au niveau de l'orifice d'entrée, a lieu tout le long de son trajet : *le front, les antennules, l'épistome et l'espace prélabial étant tapissés de poils.*

Les différences entre les *Corystes* et les *Pseudocorystes* sont fort intéressantes à mettre en évidence, car elles nous font voir la *plasticité remarquable* des pièces qui avoisinent les orifices respiratoires antérieurs ; chez les *Corystes*, ce sont les articles basilaires des antennes et les méropodites des maxillipèdes externes qui s'hypertrophient ; chez les *Pseudocorystes*, ce sont surtout les parois orbitaires inférieures et la partie antérieure du bord ptérygostomien ; par suite les maxillipèdes et surtout les articles 2 des antennes sont protégés contre les frottements mécaniques, cause certaine de l'hypertrophie des organes chitineux.

Corystoïdes abbreviatus M.-Edw. — Chez les *Corystoïdes abbreviatus* M.-Edw., étrange petit Crabe verdâtre, la chambre prostomiale est constituée suivant un mode différent encore.

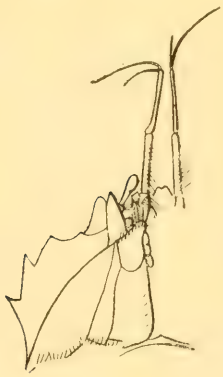


Fig. 86. — *Corystoïdes abbreviatus* M.-Edw. Chambre prostomiale.

Les pattes-mâchoires, les apophyses ptérygostomiennes, les antennules exceptionnellement développées contribuent à sa formation ; et chose étrange, paradoxale presque, les antennes chez ce Corystidé sont si réduites qu'elles ont été méconnues pendant longtemps.

Le cadre buccal très large en arrière se rétrécit notablement à la partie antérieure ; il est fermé presque hermétiquement par les troisièmes pattes-mâchoires qui s'appliquent l'une contre l'autre sur la ligne médiane. Les méropodites forment deux avancées poilues en avant des carpopodites.

Les antennules sont remarquablement longues ; dirigées en avant, elles ne peuvent se loger sous le front ; leurs articles basilaires sont poilus, les articles 2 portent une rangée de poils sur leur face inférieure, et sur leur face supérieure quelques poils au niveau du rostre, ceux de droite rejoignant ceux de gauche.

Parallèle entre ces trois formes. — Les *Corystes cassivelaunus* PENNANT, les *Corystoïdes abbreviatus* M.-EDW. et les *Pseudocorystes armatus* M.-EDW. ont une chambre prostomiale des mieux caractérisées et une allure commune, comme l'indique la ressemblance des appellations génériques ; malgré cela elles présentent des différences parfois très accentuées.

Il m'a paru intéressant pour la suite de cette étude d'établir ici un *parallèle entre ces trois espèces.*

1° Elles sont toutes profondément adaptées à la vie fouisseuse ; les mœurs des *Corystes* sont bien connues (GOSSE, GARSTANG) : ils s'enfouissent dans le sable et ne sortent guère que la nuit ; les échantillons de *Pseudocorystes* que j'ai examinés et qui venaient de Valparaiso étaient tout imprégnés d'une boue rouge ; les *Corystoïdes* de Montevideo que j'ai étudiés étaient recouverts en partie d'une boue grisâtre.

2° Chez toutes, la carapace est lisse ; chez les *Corystes*, elle est mince est souple, la chitinisation se fait mal (comme le montrent les extrémités des branchies afoliées et enroulées) ; chez les *Corystoïdes* et surtout chez les *Pseudocorystes*, elle est plus résistante.

3° La teinte de la carapace varie ; elle est ambrée chez les *Corystes*, jaune, semble-t-il, chez les *Pseudocorystes*, verte chez les *Corystoïdes*.

4° Chez les *Corystes* et les *Corystoïdes*, les pinces sont développées et ne s'appliquent pas contre la carapace ; les mains sont renflées, déformées. Chez les *Pseudocorystes*, les pinces peuvent s'appliquer sur la face ptérygostomienne, en épousant plus ou moins ses contours.

5° Chez les *Corystes* et les *Corystoïdes*, le rebord ptérygostomien présente un bombement qui correspond à la gouttière du scaphognathite, et qui porte des ornements chez les *Corystoïdes* ; il n'en est pas de même chez les *Pseudocorystes*.

6° Chez les *Corystes* et les *Corystoïdes*, les pattes-mâchoires externes sont fléchies sur elles-mêmes ; chez les *Pseudocorystes*, elles sont en extension.

7° Chez ces Crabes, la chambre prostomiale profonde est constituée de diverses manières.

Corystes	*Pseudocorystes*	*Corystoïdes*
Avancée des méropodites des maxillipèdes postérieurs.		Avancée des méropodites des maxillipèdes postérieurs.
	Apophyse ptérygostomienne.	Apophyse ptérygostomienne.
Articles bas. des antennes. 2-3-4	Articles bas. des antennes. 3-4	(Antennes extrêmement réduites).
Fouet des antennes		Antennules excessivement développées.

Chez tous ces Crustacés, grâce sans doute à l'affaiblissement de la fonction chitinogène qui résulte de la vie fouisseuse presque exclusive, l'ornementation de la carapace est faible et la forme des appendices très variable ; la chitine offre une très grande plasticité, et il est difficile d'établir une parenté d'après la morphologie comparée.

Les Crustacés que je vais étudier maintenant, *Hypopeltarion* et *Atelecyclus*, sont beaucoup moins modifiées par la vie fouisseuse, et sont d'un type morphologique mieux défini ; la chambre prostomiale est peu profonde et largement ouverte.

Atelecyclus Septem-dentatus Montagu. — J'ai décrit ailleurs avec détails la chambre prostomiale des *Atelecyclus* [C, 99].

Le front est assez avançant ; sous lui, les antennules se replient longitudinalement de chaque côté d'une crête mousse, et entre les articles basilaires des antennes.

Celles-ci répondent à la définition classique des Corystidés : les deuxièmes articles très développés sont suivis des articles 3 et 4 développés également ; chaque tige antennaire possède des poils sur deux arêtes diamétralement opposées (face inférieure et face

supérieure), et ceux d'une antenne n'ont aucune tendance à se réunir à ceux de l'antenne opposée, pour former une cheminée antennaire. Les fouets d'ailleurs sont peu développés.

Les méropodites des maxillipèdes postérieurs ont une avancée garnie par des poils qui rencontrent ceux des articles basilaires des antennules.

L'épistome est glabre ; on observe seulement quelques poils sur la crête endostomiale.

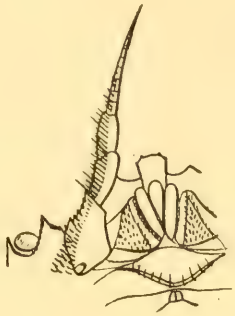


Fig. 87. — *Atelecyclus heterodon* Montagu. Antennes, antennules, épistome.

Hypopeltarion spinulosum White. — Chez les *Hypopeltarion*, la disposition générale est la même ; les antennules se replient longitudinalement sous le front qui avance en triangle ; les antennes ont des articles basilaires moins saillants ; les articles 3 convergent obliquement, mais les poils qui les garnissent sont dirigés vers le dehors, et par conséquent ne peuvent se rencontrer sur la ligne médiane.

Fig. 88. — *Hypopeltarion spinulosum* White. Antennes, antennules, épistome.

Le palais est lisse et glabre, limité en avant par un bourrelet dont le prolongement antérieur s'insinue entre les deux antennules ; il est en continuité en arrière avec les gouttières expiratrices, qui présentent dans leur partie antérieure quelques poils courts et abondants.

Les maxillipèdes abondamment poilus (sur leurs méropodites et leurs carpopodites) s'avancent jusqu'à la crête antérieure de l'épistome ; les articles terminaux fléchis sur les méropodites maintiennent ceux-ci écartés de la ligne médiane.

Les *Atelecyclus* et les *Hypopeltarion* sont caractérisés par une *dépression prostomiale* située entre les articles basilaires bien

développés des antennes, occupée par les antennules, et devant laquelle s'avancent fort peu les pattes-mâchoires operculiformes.

Chez les *Telmessus* et les *Thia*, les pattes-mâchoires non operculiformes avancent peu aussi, mais une sorte de vestibule pour l'entrée du courant inverse est constitué par un *front très-avançant*, et par les articles basilaires des antennes.

Telmessus serratus White. — Le *Telmessus serratus* White est un Crabe qui vit dans les mers du Japon ; il a reçu un assez grand nombre de noms, entre autres : *Cheiragonus cheiragonus* Tilesius, *Platycorystes ambiguus* Brandt, *Platycorystes cheiragonus* Brandt, et a été placé dans divers groupes.

La carapace, fortement chitinisée, est bosselée et toute couverte de tubercules terminés par des épines et des poils raides ; son bord présente de fortes dents ; les pattes ont également une ornementation compliquée.

Par l'ornementation, le Crabe se rapproche donc des Oxyrhynques; la disposition des antennes et des appendices buccaux semble indiquer une adaptation à la vie fouisseuse, au moins chez les ancêtres.

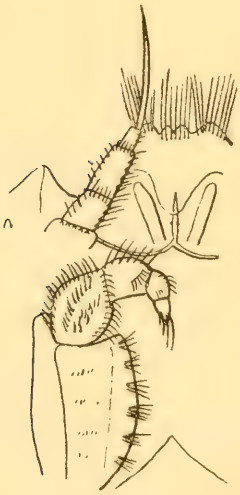


Fig. 89. — *Telmessus serratus* White. Chambre prostomiale.

Ce qui frappe tout d'abord chez ce Crabe, c'est l'avancée très accentuée du front ; c'est un trapèze dont le bord antérieur est garni de poils fort longs (une houppe médiane et deux houppes latérales), et qui dépasse de beaucoup les fossettes où les antennules se replient presque longitudinalement, en dedans de leurs articles basilaires.

Les antennes, dont les articles basilaires sont très développés, aplatis, poilus et mobiles, débordent de chaque côté de l'avancée frontale.

En revanche les maxillipèdes postérieurs contribuent fort peu à la constitution d'une chambre prostomiale ; les méropodites ne

présentent pas de lobe antérieur, et les trois articles qui suivent, bien développés, fléchis les uns sur les autres, constituent une courbe saillante en avant, qui, malgré de longs poils, recouvre incomplètement l'épistome.

Celui-ci est nettement limité, en avant par un bourrelet muni de quelques tubercules, en arrière par une crête (endostome) présentant une rangée de poils espacés.

Notons enfin que les épipodites et les branchies présentent, contrairement aux autres formes de Corystidés, une ornementation très développée.

L'étude des *Telmessus* est fort suggestive : si la chitinisation et l'ornementation rappellent celles de beaucoup de Crabes sédentaires ; la disposition des antennes et des appendices buccaux semble indiquer une vie active et fouisseuse déterminant le renversement du courant respiratoire. Je serais assez disposé à voir dans les *Telmessus* des Crustacés primitivement fouisseurs, ayant abandonné ce genre de vie pour prendre celui de la plupart des Crabes sédentaires (Oxyrhynques) ; il y aurait à rechercher si les jeunes ne sont pas fouisseurs.

Thia polita Leach. — Les *Thia* sont bien curieuses aussi.

Ce sont des formes actuellement fouisseuses, par suite faiblement chitinisées, avec avancée frontale notable.

La disposition des antennes et appendices buccaux rappelle un peu celle des mêmes appendices chez les *Telmessus* : le front garni en avant par une rangée de longs poils forme une sorte d'auvent qui recouvre en partie les articles basilaires bien développés des antennes ; les extrémités des pattes-mâchoires (dont les méropodites n'avancent pas) se croisent au-devant de la dépression prostomiale.

Les *Thia* semblent être des formes assez primitives qui auraient conservé la vie fouisseuse, alors que d'autres voisines, en l'abandonnant, auraient donné naissance à un certain nombre de types du groupe des Portunidés. (Voir plus loin Ch. III).

Résumé et conclusions. — La chambre prostomiale a chez les divers Corystidés une constitution très variable.

Véritable chambre prostomiale.....	Corystes. Pseudocorystes. Corystoïdes.
Dépression prostomiale comprise entre les articles basilaires des antennes.....	Atelecyclus. Hypopeltarion.
Sorte d'auvent constitué par l'avancée frontale.....	Telmessus. Thia.

J'ai indiqué plus haut que les trois premiers genres se distinguent les uns des autres par des caractères mêmes de la chambre prostomiale : antennes rudimentaires chez les *Corystoïdes* (ce qui paraît extraordinaire chez un Corystidé), avancée ptérygostomienne chez les *Pseudocorystes* et pattes-mâchoires non operculiformes.

La *chambre prostomiale*, chez les divers Corystidés, semble résulter de l'hypertrophie de telles ou telles portions de la carapace (rebord ptérygostomien, paroi orbitaire inférieure, front.....), et de tels ou tels appendices (antennes, pattes mâchoires postérieures....), par suite de *frottements variés contre le sable*. Elle serait le résultat de l'adaptation, plus ou moins prononcée, à une vie particulière, la vie fouisseuse, et par conséquent aurait pu se constituer chez des espèces appartenant à des groupes divers de Crabes primitifs. On conçoit d'après cela qu'il n'y aurait rien d'impossible à ce que les divers Corystidés aient été groupés d'après des caractères résultant d'une *convergence adaptative*.

La *chitinisation* et l'*ornementation de la carapace* ne sont pas faites pour nous éclairer à cet égard, car elles sont influencées elles aussi par le mode de vie. Chez les *Corystes*, les *Pseudocorystes*, les *Corystoïdes*, les *Thia*, genres caractérisés la plupart par une chambre prostomiale profonde, la chitinisation est faible et la carapace lisse, comme cela a lieu chez tous les Crustacés à vie fouisseuse presque exclusive ; la chitine devient presque transparente chez les *Corystes* et chez les *Thia* ; chez les *Corystoïdes* au contraire elle se colore et commence à s'ornementer. Chez les *Atelecyclus* et les *Hypopeltarion*, la chitinisation est plus prononcée et la carapace devient granuleuse ; chez les seconds, les tubercules du bord de la carapace s'hypertrophient d'une façon singulière en épines fines et nombreuses ; de temps en temps une

épine plus forte semble correspondre aux dents qui garnissent le bord de la carapace chez les *Atelecyclus* et beaucoup d'autres Crabes. Chez les *Telmessus*, la chitinisation et les ornements rappellent ceux des Oxyrhynques, et ce fait semble indiquer que la vie fouisseuse a été abandonnée au cours du développement phylogénique. Enfin, chez les *Osachila tuberosa* STIMPSON, ramenés de certains fonds (88 brasses) par le Blake, la carapace est caillouteuse, toute couverte de tubes de Serpules, toutes les pièces s'emboitent les unes dans les autres, les pattes-mâchoires postérieures s'enchâssent exactement dans la cavité correspondante du cadre buccal, laissant à découvert l'épistome, les antennules (les antennes sont rudimentaires). Ce sont là des particularités présentées par les espèces vivant dans les fonds coralligènes *(Eurynome, Ebalia)*, et, si certaines auteurs retrouvent des caractères corystidiens chez ce Crabe, ceux-ci sont au second plan, masqués par une vague allure d'Oxystome.

On voit combien, pour comprendre un Crabe, il y aurait lieu de tenir compte des adaptations successives aux divers genres de vie qu'il a pu présenter au cours de son développement phylogénique.

Un certain nombre de Crabes, après avoir adopté au début la vie fouisseuse et avoir pris ainsi des caractères dits corystidiens, auraient abandonné ensuite ce mode de vie pour un autre.

C'est peut-être le cas du *Telmessus*; je vais montrer dans les deux chapitres suivants : 1° que les Cancéridés ne diffèrent guère des Atélécyclidés que par le fait qu'ils ont abandonné le sable pour vivre sous les rochers ; 2° que la vie fouisseuse a modifié un certain nombre de formes primitives du groupe des Portunidés.

CHAPITRE II

Les Cancéridés.

Les Cancéridés sont proches parents des Atélécyclidés. Les formes larvaires se ressemblent beaucoup. On peut trouver une série de passages entre les *Atelecyclus* et les *Cancer pagurus* L. de nos côtes ; c'est ce qui résulte d'un examen qui a porté sur les espèces suivantes (1).

1° *Cancer dentatus* Bell (Bouvier det.) ; Pérou, Wiener ;

2° *Cancer irroratus* Say. (Mus. comp. zool. Cambridge) ;

3° *Cancer productus* Randall (Mus. comp. zool. Cambridge) ; San Francisco, Agassiz ;

4° *Cancer borealis* Stimpson ; Am. du N ; individus de divers tailles ;

5° *Cancer Novæ-Zelandiæ* Lucas (Lucas det.) ; Nouvelle-Zélande, la Zélée ;

6° *Cancer pagurus* L. ; St-Vaast.

+ *Trichocera* (*Trichocarcinus*) *orogonensis* Dana (M.-Edw. det.) ; Sitka.

Deux faits ont particulièrement attiré mon attention.

1° J'ai été frappé par la ressemblance du *Cancer dentatus* Bell avec les *Atelecyclus*.

Ce Crabe qui vit sur les côtes du Chili (Valparaiso) et du Pérou, a, comme les *Atelecyclus*, une carapace granuleuse, fortement poilue ; l'échantillon que j'ai observé était tout couvert de petites éponges calcaires et devait vivre hors du sable ; toutefois la chambre prostomiale est identique à celle des *Atelecyclus* : les pattes-mâchoires bien différentes de celle des autres *Cancer*, avec leurs avancées méropodiales garnies de longs poils raides, dissimulent une dépression prostomiale assez profonde ; les antennes, également

(1) Mises à ma disposition par le Professeur E.-L. Bouvier.

bien développées, sont assez rapprochées l'une de l'autre pour que les poils qui les garnissent s'enchevêtrent quelque peu.

2° J'ai remarqué qu'au cours du développement ontogénique la carapace s'élargit progressivement par rapport à sa longueur, et qu'en même temps la distance relative des antennes s'accroît.

Ainsi chez de jeunes *Cancer borealis* STIMPSON le rapport de la longueur de la carapace à sa largeur maxima, $\frac{H}{L}$, est 1,43, tandis que chez les adultes ce rapport devient 1,55.

Or, si l'on considère les diverses espèces de *Cancer*, on constate qu'à mesure que la valeur numérique du rapport $\frac{H}{L}$ croît les caractères corystidiens s'affaiblissent, et l'on entrevoit ainsi l'importance de la considération des variations de l'indice $i = \frac{H}{L}$ pour sérier les diverses formes.

J'ai indiqué dans le tableau suivant ces variations et quelques autres qui paraissent également intéressantes :

$$i = \frac{H}{L} = \frac{\text{longueur sagittale carapace}}{\text{largeur maxima carapace}}$$

$$k = \frac{H}{d} = \frac{\text{longueur sagittale carapace}}{\text{distance entre les deux antennes}}$$

$$p = \frac{H}{h} = \frac{\text{longueur sagittale carapace}}{\text{longueur des max. post. (fléchis)}}$$

$$\lambda = \frac{h}{m} = \frac{\text{longueur des max. post. (fléchis)}}{\text{hauteur du méropodite}}$$

	H	$i = \frac{H}{L}$	$k = \frac{H}{d}$	$p = \frac{H}{h}$	$\lambda = \frac{h}{m}$	d et m
C. dentatus BELL.....	82mm	1,46	10,1	2,33	2,4	$d < m$
C. irroratus SAY.....	81	1,47	6,8	2,75	2,5	$d = m$
C. productus RANDALL.	71	1,57	6,4	2,5	2,5	$d < m$
C. borealis STIMPSON .						=
jeune.....	31,5	1,43	»	»	»	»
adulte.....	56	1,55	6	2,76	2,6	$d = m$
C. N.-Zelandiæ LUCAS.	35	1,40	6,2	2,5	2,5	$d = m$
C. pagurus LINNÉ	49	1,64	6	2,77	3	$d > m$
	69	1,62	7	2,9	2,6	$d = m$

Ce tableau donne lieu à quelques remarques intéressantes. Il y a un certain parallélisme entre les variations des divers indices qui expriment : l'élargissement de la carapace *(i)*, l'écartement des antennes *(k)*, le retrait des pattes-mâchoires externes *(p)*, et les variations de forme du méropodite de ces appendices (λ).

1° Les *Cancer dentatus* Bell ont des indices bien distincts de ceux des autres *Cancer* adultes : la carapace est beaucoup plus étroite par rapport à la longueur ($i = 1,46$) ; l'écartement des antennes est beaucoup plus faible ($k = 10$, au lieu de 6-7) ; les pattes mâchoires avancent beaucoup plus ($p = 2,3$, au lieu de 2,5—2,9) ; l'avancée du méropodite donne à cet article une hauteur relative maxima (celle-ci l'emporte sur la distance interantennaire, fait exceptionnel dans le groupe).

En un mot, les *Cancer dentatus* Bell ont une chambre prostomiale encore fort nette.

2° Les *Cancer irroratus* Say et *productus* Randall diffèrent déjà notablement de celui-ci.

3° Les *Cancer borealis* Stimpson jeunes se rapprochent du *Cancer Novæ-Zelandiæ* décrit par Lucas. L'échantillon que j'ai observé (déterminé par Lucas lui-même) est de très petite taille et présente des caractères de *jeune* : très faible élargissement de la carapace ($i = 1,40$), antennes encore assez rapprochées ($k = 6,2$), maxillipèdes caractérisés par les mêmes indices que ceux du *C. productus* Randall, indices intermédiaires entre ceux du *C. dentatus* Bell et ceux du *C. borealis* Stimpson adultes : il y aurait lieu de tenir compte de ces données pour reviser cette espèce.

4° Chez les *Cancer pagurus* L., on observe des différences numériques assez prononcées entre les divers individus ; certains m'ont donné les chiffres extrêmes du tableau ; d'autres au contraire, parfois de taille plus grande, se sont rapprochés des ancêtres par la majorité des indices.

Une série de figures (90 à 94) indiquent les variations de forme du méropodite et l'effacement progressif de la chambre prostomiale.

A l'évolution des formes semble correspondre une évolution des teintes.

La carapace du *Cancer dentatus* Bell paraît être d'un rouge brique ; la chitine se décolore plus ou moins dans l'alcool chez les

Cancer productus RANDALL, *irroratus* SAY, *borealis* STIMPSON, et *Novæ-Zelandiæ* LUCAS, ce qui indique une assez faible calcification ; celle-ci est plus prononcée chez les *C. pagurus* L. Le pigment qui entre dans une combinaison calcique orangée devient stable ; toutefois des cas assez fréquents d'*albinisme* semblent rappeler la vie fouisseuse des ancêtres.

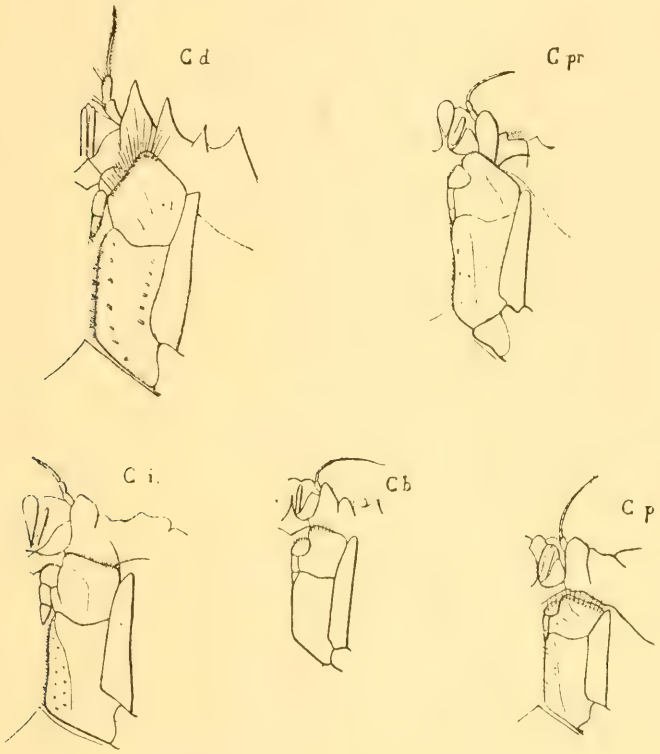


FIG. 90 à 94 (1). — Effacement progressif de la chambre prostomiale chez les *Cancer* : *C. dentatus* BELL (*C. d.*), *C. productus* RANDALL (*C. pr.*), *C. irroratus* SAY (*C. i.*), *C. borealis* STIMPSON (*C. b.*), *C. pagurus* LINNÉ, venant de muer (*C. p.*).

En résumé si l'on considère la série des *Cancer* (2), on met nettement en évidence la parenté de ceux-ci avec les *Atelecyclus*.

(1) Ces figures, comme les figures qui suivront (sauf exceptions indiquées), représentent les appendices et organes de la partie gauche de l'animal.

(2) Les *Trichocera* ne semblent avoir qu'un rapport lointain avec ces formes.

Le *Cancer dentatus* Bell est un *véritable* Atelecyclus ; on peut s'étonner qu'Ortmann ait intercalé entre ces deux formes presque identiques un type tout à fait différent, celui des *Carcinus* (Voir chapitre suivant).

Les *Cancer* perdent peu à peu les caractères dûs à la vie fouisseuse (chambre prostomiale), élargissent leur carapace pour loger les glandes hépatiques et génitales volumineuses, se calcifient davantage et se pigmentent par suite différemment.

Le courant respiratoire, qui chez les Corystidés est si régulier pendant les longues périodes de l'enfouissement, est ici d'une constance remarquable. D'ailleurs les poils du bord antérieur des méropodites qui avertissent le scaphognathite (Voir p. 133) ont disparu petit à petit, et ne se retrouvent guère nettement parmi les *Cancer pagurus* L. que chez les jeunes, surtout après les périodes de mue.

CHAPITRE III

Les Portunidés.

Parmi les Portunidés, j'ai distingué plus haut (1e p., Ch. I, § 10) :

1° Des formes presque exclusivement FOUISSEUSES, telles que le *Portumnus variegatus* LEACH et le *Platyonichus ocellatus* LATR ;

2° Des formes PÉLAGIQUES, telles que les *Neptunus* et les *Callinectes* ;

3° Des formes MIGRATRICES, mais n'ayant que des périodes d'activité assez courtes, telles que les *Polybius* et les *Portunus* ; à ces dernières, j'ai rattaché les *Carcinus*.

Chez tous les Portunidés, j'ai constaté (1e p., Ch. V, § § 7 et 8) que l'allure du scaphognathite est essentiellement variable, qu'elle est fonction de la taille, de l'habitat....., *de l'activité surtout* ; chez tous, on trouve plus ou moins les renversements prolongés des Corystidés ; ces renversements sont la règle chez les Portunidés fouisseurs et très probablement chez les Portunidés pélagiques, si actifs ; chez les Portunidés migrateurs plus ou moins littoraux, ils sont remplacés par des chasses en arrière, de plus en plus espacées, irrégulières et atténuées.

Les *Portunidés fouisseurs* se comportent au point de vue physiologique comme des Corystidés, et il n'est pas étonnant que les premiers offrent avec les secondes des ressemblances assez marquées. Ces ressemblances paraissent persister en grande partie chez les *Portunidés pélagiques*, qui ont aussi vraisemblablement les renversements prolongés ; elles sont peu prononcées au contraire chez les autres Portunidés, où le courant respiratoire pénètre moins souvent par l'avant que par l'arrière.

Je vais essayer d'appliquer ces considérations d'ordre physiologique et d'ordre éthologique à l'étude morphologique des Portunidés.

§ 1.

Les Portunidés ont-ils a l'origine une chambre prostomiale ?

Ortmann considère les « *Portuninea* » comme les descendants des Corystidiens ; les *Platyonichidæ* (P. fouisseurs) formeraient le passage ; on trouve en effet chez ces derniers la *chambre dite prostomiale* des Corystidés ; mais comme cette chambre n'est qu'une *disposition spéciale des appendices antérieurs liée à l'inversion du courant respiratoire,* elle peut se rencontrer dans des groupes qui n'ont qu'une parenté lointaine.

Je tiens dès maintenant à signaler ce fait remarquable que les *Portumnus nasutus* Latr, qui sont incontestablement des formes très primitives, ne présentent aucune trace de chambre prostomiale.

Nous devons donc nous demander *si tous les Portunidés ont eu à l'origine une chambre prostomiale de Corystidé, ou bien si un certain nombre de Portunidés primitifs, en s'adaptant secondairement à la vie fouisseuse, en ont acquis une ?*

Au point de vue de la chambre prostomiale, on peut classer les Portunidés dans deux séries :

Première série. — *Platyonichus*. Neptunes. Thalamites. — Chez le *Platyonichus ocellatus* Latr., la chambre prostomiale est très accusée ; elle est d'un type spécial que nous retrouverons chez les Neptunes, les plus primitifs du moins. Cette chambre se serait effacée progressivement sans disparaître complètement chez les autres Neptunes et les Thalamites.

Deuxième série. — Polybies. Portunes. Carcins. — Au contraire les formes qui habitent le littoral ou qui y reviennent, et qui ne sont, ni exclusivement fouisseuses, ni exclusivement pélagiques, ne présentent dans aucun cas des traces bien nettes d'une chambre prostomiale.

Souvent la chambre prostomiale est complétée en avant par le front. Or, les *Platyonichus*, les Neptunes et les Thalamites (1e série) ne présentent pas d'avancée frontale ; chez les Polybies, les Portunes et les Carcins (2e série), au contraire, il y a tendance à la constitution de cette avancée. Exemple : *Portunus pusillus* Leach.

Première série. — *Platyonichus. Achelous.* Neptunes. — Nous insisterons d'abord sur la constitution de la chambre prostomiale du *Platyonichus ocellatus* LATR., Crabe de grande taille et à carapace bien chitinisée.

Platyonichus ocellatus LATR. — Un des caractères qui frappent le plus alors qu'on examine la région antérieure du Crabe par la face ventrale, c'est la forme particulière de la *paroi orbitaire inférieure* ; c'est une muraille qui se dresse surtout du côté interne (sorte de dent orbitaire interne saillante) et qui se confond avec le prolongement antérieur du bord ptérygostomien.

C'est sur le bord de cette *avancée ptérygostomienne* que vient reposer le bord latéral externe du méropodite des maxillipèdes postérieurs, et à l'avancée ptérygostomienne correspond une *avancée très caractéristique des méropodites* ; l'une s'appuie sur l'autre ; leurs frottements réciproques contribuent certainement à les développer, mais c'est surtout le frottement contre le sable de ces pièces dans l'acte d'enfouissement qui me paraît être la cause principale de leur hypertrophie.

FIG. 95. — *Platyonichus ocellatus* LATR. Chambre prostomiale.

De cette disposition, il résulte: 1° que les maxillipèdes postérieurs sont sur un plan relativement beaucoup plus inférieur que celui de l'épistome ; 2° que le contour antérieur des maxillipèdes masque l'épistome et les articles basilaires des antennes.

L'*épistome*, en effet, se voit incomplètement dans la profondeur ; on en aperçoit assez bien la partie médiane, qui est *losangique*, presque carrée, mais on ne se rend pas compte qu'il se prolonge de chaque côté par une *crête transversale* (*endostome*) située entre la gouttière expiratrice (cachée complètement) et l'article basilaire de l'antennule, gros, saillant et poilu ; l'endostome passe sous le carpopodite et atteint la base de l'avancée méropodiale.

L'écartement des maxillipèdes postérieurs au-devant de

l'épistome et leur avancée contribuent à former une chambre prostomiale très nette.

Cette chambre présente les deux *caractères particuliers suivants*: *a*) elle s'ouvre sur la face dorsale de la carapace, grâce à une érosion interorbitaire; *b*) elle communique largement avec les cavités orbitaires.

a) Toute la partie antérieure de la carapace semble fortement érodée; la face dorsale montre une grande échancrure en forme d'arc de cercle, située entre les dents extraorbitaires (supérieures), mais où s'avancent cependant trois dents interorbitaires : la médiane seule est un peu accusée, mais elle ne dépasse pas en avant les limites de l'*érosion interorbitaire*.

En se plaçant au-dessus du Crabe, on aperçoit par cette large échancrure (fig. 96) : — sur un premier plan, de dedans en dehors : 1° les articles basilaires globuleux et poilus des antennules; 2° les plate-formes poilues qui terminent les deuxièmes articles des antennes, articles très mobiles, mais peu développés; 3° les pédoncules oculaires gros et assez allongés; — sur un second plan, de dehors et de dedans : 1° l'avancée ptérygostomienne, 2° le bord antérieur des méropodites des maxillipèdes postérieurs; 3° les carpopodites des mêmes maxillipèdes.

Fig. 96. — *Platyonichus ocellatus* Latr. Front.

En se plaçant en avant de l'animal, on aperçoit une sorte de fossé transversal, dont les orbites, allongées transversalement, forment les extrémités, et dont les bords supérieur et inférieur présentent des saillies variées.

b) Les orbites sont en effet en large communication avec la chambre prostomiale, car les articles basilaires des antennes, petits et très mobiles, ne les ferment pas.

Ce second caractère *(b)* avait frappé vivement A. Milne-Edwards, qui s'en est servi pour la caractéristique des genres *Platyonichus* et *Polybius* (Voir plus loin) :

« Premier article des antennes externes (notre deuxième) *mobile* et de même forme que les suivants, et inséré au-dessous des yeux

et des antennes internes au bord inférieur d'un grand hiatus par lequel l'orbite communique avec la fossette antennaire, caractère différentiel d'avec les Portunes, les Carcins, les Lupées (?) ».

Platyonichus latipes PENNANT (*Portumnus variegatus* LEACH). — La chambre prostomiale du *Platyonichus latipes* PENNANT est constituée sur le même type, mais chez ce Crabe de petite taille, faiblement chitinisé par suite d'une vie presque exclusivement fouisseuse, il y a quelques atténuations dans les caractères essentiels.

Les *avancées méropodiales* et *ptérygostomiennes* sont moindres ; les méropodites ont toujours la même forme spéciale, plus longue que large, mais ont tendance à moins déborder sur la paroi ptérygostomienne.

Les pattes-mâchoires ferment mieux sur la ligne médiane la chambre prostomiale.

Celle-ci est moins profonde ; l'*érosion frontale* est moins accentuée ; l'avancée qui en surgit dépasse à peine le niveau des dents orbitaires externes ; la *communication avec les orbites* est également moins prononcée.

L'article 2 des antennes est assez gros et poilu ; venant en contact avec le front, il a perdu de sa mobilité ; les articles 3 et 4 sont mobiles ; l'article 3 porte une touffe de poils sur une saillie apophysaire interne ; l'article 4 est petit ; le fouet est moyen, presque glabre.

FIG. 97. — *Platyonichus latipes* PENNANT. Chambre prostomiale.

Le palais est un peu plus développé.

On voit qu'un certain nombre de caractères particuliers de la chambre prostomiale des *Platyonichus* s'atténuent chez les Portumnes ; chez les Neptunes, la chambre prostomiale va s'effacer notablement, mais certains des caractères des *Platyonichus* s'accentueront au contraire : ainsi les pattes-mâchoires externes fermeront de moins en moins la chambre prostomiale sur la ligne médiane.

Achelous orbicularis RICHTER. — Ce Crabe, circulaire et plat, avec sa chambre prostomiale assez nette, constitue une forme primitive de Neptunes.

Amphitrite hastata L. *Neptunus sanguinolentus* HERBST. *Callinectes diacanthus* LATR. — L'*Amphitrite hastata* L., quoique peu différencié, a déjà la forme de carapace caractéristique des véritables Neptunes : *Neptunus sanguinolentus* HERBST., *Callinectes diacanthus* LATR.

Chez tous ces Crustacés, les caractères corystidiens sont beaucoup plus marqués que chez n'importe quel Portune *(Portunus, Bathynectes, Polybius)* ; tous les Neptune sont une allure excessivement particulière : *les pattes-mâchoires postérieures, avançantes, atteignent le niveau du front* qui saillit à peine d'une vaste érosion frontale, en sorte qu'à l'avant de l'animal se trouve une sorte de fente transversale poilue ; les poils du bord antérieur du méropodite et ceux du carpopodite rejoignent plus ou moins ceux qui garnissent les articles basilaires des antennules et ceux des antennes (article 2 : bord circulaire supérieur). Mais sur la ligne médiane, il y a *une échancrure*, qui est due à l'*écartement latéral des maxillipèdes postérieurs* ; toutefois les poils des carpopodites qui convergent vers la ligne médiane la dissimulent plus ou moins (*Amphitrite hastata* L.).

Chez le *Callinectes diacanthus* LATR. (fig. 98), l'écartement latéral des pattes-mâchoires est très considérable et les *méropodites* qui viennent glisser contre la paroi inférieure de l'orbite subissent une sorte d'*hypertrophie latérale,* caractère qui commençait à s'esquisser déjà chez les *Platyonichus ocellatus* LATR.

Chez tous les Neptunes, *le front est effacé* comme nous l'avons dit, mais on voit souvent une saillie médiane se former ; chez le *Neptunus sanguinolentus* HERBST, l'épistome développe une sorte de dent médiane mousse ; chez le *Callinectes diacanthus* LATR. (fig. 98), une pointe médiane surgit d'entre les antennules. Celles-ci sont dégagées, mais elles peuvent se replier transversalement au-devant de leur article basilaire, saillant et poilu.

Chez les Neptunes, la *communication avec les orbites* existe, quoi qu'en ait dit MILNE-EDWARDS. Chez l'*Amphitrite hastata* L., il est vrai, l'article 2 des antennes semble soudé au front et possède une apophyse dirigée vers l'orbite, ne laissant qu'un *hiatus* peu

profond et sinueux : l'orbite se trouve ainsi presque fermée. Mais chez le *Callinectes diacanthus* LATR., beaucoup plus spécialisé à certains égards, la communication est très nette : l'*article 2* des antennes dont la forme disparaît sous des poils abondants est *indépendant du front et de l'orbite* ; il est, semble-t-il, immobile ; l'article 3, assez gros, est dans son prolongement ; l'article 4 est beaucoup plus petit ; le fouet, grêle, presque glabre, est couché sur l'orbite.

Podophthalmus vigil FABR. — Chez ces Crabes, toute la région antérieure subit des modifications extraordinaires.

Goniosomes et Thalamites. — Au tronc neptunien, il semble qu'il faille rattacher un rameau un peu aberrant, celui des Goniosomes et des Thalamites, formes extrêmement spécialisées.

FIG. 98

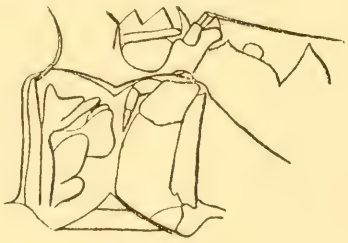


FIG. 99

FIG. 100

FIG. 98-99-100. — Effacement progressif de la chambre prostomiale chez les Neptuniens. 1° *Callinectes diacanthus africanus* A. M.-EDW. ; 2° *Goniosoma miles* DE HAAN ; 3° *Goniosoma anisodon* DE HAAN.

Chez elles, la chambre prostomiale s'efface progressivement ; les méropodites ne recouvrent pas l'épistome ; il y a encore une

dépression en avant d'eux chez le *Goniosoma miles* DE HAAN, dépression qui s'efface chez le *Goniosoma anisodon* DE HAAN, et surtout chez le *Thalamita sima* M.-EDW., cependant les méropodites sont un peu dilatés latéralement, le front, plus ou moins transversal, n'est jamais avançant ; les orbites se ferment.

Résumé. — En résumé, chez les Neptunes (Lupées) et chez les Goniosomes-Thalamites : la chambre prostomiale subsiste plus ou moins, *jamais le front n'avance, les orbites se ferment plus ou moins au moyen de l'article 2 des antennes qui a une forme spéciale.* Chez l'*Achelous orbicularis* RICHTER, forme très primitive, l'article 2 est *mobile*, comme chez les *Platyonichus*, mais une apophyse se dirige vers l'orbite ne laissant qu'un étroit passage, *hiatus orbitaire interne* ; chez l'*Amphitrite hastata* L., la disposition est la même, mais l'apophyse se soude à l'orbite, tandis que chez les *Callinectes* l'apophyse est atrophiée, laissant l'orbite ouverte ; chez le *Goniosoma miles* DE HAAN, l'article 2 ferme l'orbite toujours au moyen de la même apophyse (fig. 99). Chez les Neptunes les méropodites des maxillipèdes postérieurs sont dilatés latéralement ; chez les *Goniosoma*, on retrouve un reste de cette dilatation.

Deuxième série. — *Polybius. Portunus. Bathynectes. Carcinus.* — Les formes de la deuxième série font un contraste complet avec celles de la première.

Les maxillipèdes sont sensiblement dans le même plan que l'épistome qu'ils laissent à découvert s'arrêtant à l'endostome ; ils ne présentent pas de dilatation latérale (caractère qui correspond à l'absence de saillie ptérygostomienne).

Le front est plus ou moins avançant. Les articles 2 des antennes, plus ou moins prismatiques, closent assez bien les orbites ; il y a quelquefois un hiatus orbitaire interne, mais aucune apophyse ne tend à le combler.

Polybius Henslowi LEACH. — Si l'on considère la disposition et la constitution des appendices antérieurs, les Polybies sont des Crabes à *évolution relativement avancée.*

L'endostome forme une crête bien accentuée, contre laquelle vient s'appliquer le bord antérieur des maxillipèdes. Le relief de la

gouttière du scaphognathite est peu prononcé et ne porte aucune ornementation spéciale (différence avec le *Platyonichus*) ; l'avancée ptérygostomienne n'existe qu'à l'état d'ébauche, aussi les méropodites des pattes-mâchoires (qui ont cependant des mouvements de latéralité) ne présentent pas l'hypertrophie latérale que j'attribue au frottement de ces méropodites sur l'avancée ptérygostomienne. Enfin le bord orbitaire ne dresse pas en dedans sa muraille bien haut.

Les antennules se replient transversalement, mais d'une façon anormale (3 au-dessus de 2), au-dessous du front. C'est contre une apophyse du rebord frontal, située entre la dent latérale du front et la dent orbitaire interne, que vient s'appuyer l'article 2 des antennes. Celui-ci, assez large et prismatique, est bien découvert (différence avec l'autre série) ; sa hauteur dépasse un peu celle de la saillie orbitaire interne ; cependant il ne clôture pas exactement l'espace orbitaire interne : un hiatus subsiste entre lui et le bord interne de la paroi orbitaire inférieure ; du côté de l'orbite, il y a également une communication en forme de canal (dans laquelle on peut faire passer une épingle).

Portunes. — Les Portunes ne diffèrent que par des nuances des Polybies.

Chez le *Portunus depurator* L., par exemple, l'article basilaire 2 des antennes n'a pas une forme aussi régulière que chez le *Polybius* ; on provoque plus facilement sa mobilité, et il n'existe entre lui et la paroi inférieure de l'orbite (muraille assez élevée) qu'un hiatus peu large, visible seulement quand on dirige le regard obliquement ; de plus les antennules sont beaucoup mieux protégées.

Chez les autres Portunes, on trouve des variations de la mobilité de l'article basilaire des antennes et de la largeur de l'hiatus.

Chez le *Portunus tuberculatus* Roux, l'article 2 des antennes, assez mobile, est étroit et de forme un peu irrégulière, il laisse un hiatus considérable dans l'espace orbitaire interne ; les antennules repliées débordent le front ; mais ce qui a de plus remarquable, c'est la forme spéciale des méropodites des pattes-mâchoires externes. Ces méropodites présentent sur leur pourtour une auréole antéro-latérale membraneuse : sorte de *prolongement aliforme latéral*. Dans les mouvements de latéralité des maxillipèdes, les

méropodites passent au-devant de l'avancée ptérygostomienne effacée, mais peuvent venir butter contre la paroi orbitaire inférieure, et, comme leur bord est très faiblement chitinisé, il est très plastique et peut subir de ce fait une légère déformation, qui peut au premier abord rappeler celle que l'on observe chez les Neptunes.

Fig. 101. — *Portunus tuberculatus* Roux. Maxillipède postérieur.

Je ne connais pas le mode de vie des *Portunus tuberculatus* Roux, mais il est facile de constater chez eux une *insuffisance notoire de la fonction chitinogène* : les articles 2 des antennes sont atrophiés, le bord des maxillipèdes est devenu membraneux, les branchies sont afoliées à leurs extrémités et se déforment plus ou moins. Chez ces Crabes les phénomènes de régression sont évidents, et il est possible qu'on puisse y trouver quelques retours vers l'état ancestral, et parfois une tendance vers l'évolution neptunienne (méropodites, forme de la carapace, etc.). En réalité, il y a un abime entre ce Portune et les Neptunes : nous le verrons dans la suite.

Chez les *Portunus puber* L.. au contraire, les soudures se font au maximum.

Bathynectes. — Les *Bathynectes* présentent de grandes analogies avec les Portunes, mais l'hiatus est bien prononcé ; l'épistome est découvert et les articles basilaires des antennes sont glabres.

Carcinus. — Le *Carcinus* offrent les mêmes caractères que les Portunes, et de vagues ressemblances avec certains Neptunes.

Comparaison des deux séries. — Ainsi l'étude de la chambre prostomiale permet de grouper les Portunidés en deux séries :

1° Celle des *Platyonichus*, des Neptunes, des Gonosiomes et des Thalamites, caractérisée par la *disparition progressive de la chambre prostomiale*, par la forme spéciale des méropodites des pattes-mâchoires 3 (expansion antéro-latérale plus ou moins prononcée), par l'absence d'avancée frontale, par l'article basilaire 2 des

antennes non enchâssé dans les parties voisines, *mobile ou bien soudé au front*, muni d'une apophyse qui rejoint quelquefois l'orbite, par les antennules mal protégées en général.

2° Celle des Polybies, des Portunes, des *Carcinus*, caractérisée par l'*absence de chambre prostomiale*, par les méropodites des pattes-mâchoires 3, sans avancée frontale, ni latérale (sauf chez les *Portunus tuberculatus* Roux et un peu chez les *Portunus depurator* L., chez lesquels la chitinisation est anormale), par l'avancée plus ou moins accentuée du front, par l'article basilaire antennaire 2 de forme régulière, prismatique, enchâssé dans les parties voisines, *mobilisable* en général plus ou moins facilement, et sans apophyse, par les antennules bien protégées grâce à l'avancée frontale.

Jusqu'ici j'ai laissé de côté le *Portumnus nasutus* Latr., d'un grand intérêt pour le point de vue auquel je me suis placé.

Portumnus nasutus Latr. — C'est un petit Crabe faiblement chitinisé, qui vit enfoui dans le sable coquillier, sous des eaux assez profondes et vives ; M. Giard qui m'a fourni ces renseignements l'a trouvé à Concarneau ; les échantillons que j'ai étudiés viennent de M. Chevreux qui les a rapportés du Croisic. La distribution de ce Crustacé est sporadique, et la bête par son aspect fait penser à ces *animaux archaïques qui ont vieilli sans évoluer*.

Le *Portumnus nasutus* Latr. a toujours été réuni aux *Platyonichus*, bien qu'il ressemble étrangement à un jeune *Carcinus mœnas* Pennant, comme le fait observer justement Garstang ; malgré cela, celui-ci maintient les coupures génériques classiques ; je crois qu'il est utile de les modifier ; en effet le *Portumnus nasutus* Latr. a tous les caractères de la seconde série, tant ceux relatifs à l'appareil respiratoire que ceux relatifs aux autres appareils.

Le *front* a une forme spéciale caractéristique de l'espèce. Or, chez le *Platyonichus*, le front fait saillie à peine dans une grande érosion interorbitaire ; — chez les jeunes Carcins, au contraire, le front est saillant ; il en est de même chez plusieurs Portunes, le *Portunus pusillus* Leach entre autres. Nous verrons dans la suite que la forme du front joue un grand rôle dans la classification : front des Xanthidés, etc.

Si on examine le Crabe par la face ventrale, on constate l'*absence complète de chambre prostomiale*. L'épistome est découvert; c'est à peine si les quelques longs poils qui garnissent le bord antérieur des maxillipèdes le recouvrent; les méropodites ne possèdent ni avancée antérieure, ni avancée latérale (caractères de la famille des Platyonichidés cependant); l'article basilaire 2 des antennes est de forme prismatique régulière; il est *mobile*, non soudé au front qui envoie vers lui une apophyse; il épouse exactement les contours de l'article basilaire des antennules et de la paroi orbitaire inférieure, *fermant ainsi l'orbite*; les antennules se reploient sous l'avancée frontale, et peuvent s'y abriter, en se couchant en avant de leur article basilaire.

Fig. 102. — *Portumnus nasutus* Latr. Absence de chambre prostomiale.

Ainsi le *Portumnus nasutus* Latr. ne répond pas à la caractéristique du genre *Platyonichus*, telle qu'elle a été donnée par Milne-Edwards : fossettes des antennules incomplètement séparées des orbites, méropodites étroits s'avançant obliquement jusqu'au milieu; il ne peut également rentrer dans la famille des *Platyonichidæ* de Ortmann.

Nous proposerons de le déplacer, et de le faire passer dans le groupe des Carcinidés.

§ 2. — Orifices antérieurs des gouttières des scaphognathites (lobe portunien).

Chez les *Platyonichidæ* (Ortmann), la chambre prostomiale communique largement avec les gouttières des scaphognathites; l'épistome, linéaire sauf au milieu, a un relief peu prononcé; toutefois il existe à l'avant des gouttières respiratoires un appareil filtrant, dont le rôle physiologique serait à préciser, et qui est constitué par les *lacini* externes des maxillipèdes antérieurs.

Ces lacini ont des formes variables chez les divers Portunidés et l'évolution de ces formes est assez intéressante à suivre.

Lacini chez les Portunidés primitifs. — Chez les espèces les moins différenciées de l'une et de l'autre séries, espèces plus ou moins fouisseuses, c'est-à-dire chez les *Platyonichus* (+ le *Portumnus variegatus* LEACH), d'une part, et chez le *Carcinus* d'autre part, la lacini externe est encore *entière*, mais elle a chez les uns et les autres des formes assez différentes. Chez le *Platyonichus ocellatus* LATR. (fig. 104), elle est très allongée transversalement et a vaguement la forme d'un triangle dont la pointe atteint la ligne médiane ; le bord antérieur est garni de longs poils disposés régulièrement, et formant comme une palissade filtrante. Chez le *Portumnus variegatus* LEACH la forme de la lacini est sensiblement la même. Chez le *Carcinus mœnas* PENNANT (fig. 103), au contraire, la lacini est courte, entière, arrondie. Toutefois l'extrémité présente déjà une disposition des poils qui va s'accentuer chez le *Portumnus nasutus* LATR.

FIG. 103. — *Carcinus mœnas* PENNANT. Lacini des maxillipèdes antérieurs.

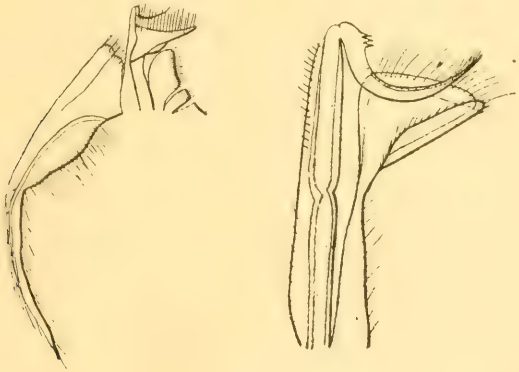


FIG. 104-105. — Lacini des maxillipèdes antérieurs chez le *Platyonichus ocellatus* LATR. et chez le *Portumnus nasutus* LATR.

Chez celui-ci (fig. 105), comme chez le *Carcinus*, la hauteur et la largeur de la lacini sont égales, le bord antérieur est garni de

longs poils réguliers ; vers l'extrémité il se produit un rabattement, accompagné d'une légère incisure ; il y a comme une ébauche du *lobe portunien* que nous allons voir se découper sur la lacini de tous les autres Portunidés, tant dans la série des Neptunes, que dans celle des Portunes.

Lacini chez les Neptunes. — Chez l'*Achelous orbicularis* RICHTER, à la pointe, se différencie un lobe dit *lobe portunien (p)* ; au-dessous apparaît l'ébauche d'un second lobe *(e)*. Le lobe *p* est couvert de longs poils contre lesquels viennent frotter les extrémités des fouets exopodiaux. Le lobe *e* est garni sur son bord de poils plumeux. Le bord antérieur de la lacini présente, comme d'habitude, une rangée de poils.

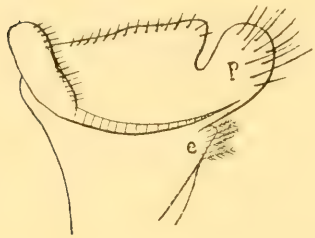


FIG. 106. — Lacini des maxillipèdes antérieurs chez l'*Achelous orbicularis* RICHTER. *p*, lobe portunien ; *e*, pseudo-lobe portunien.

Chez l'*Amphitrite hastata* L., le lobe portunien a à peu près la même forme. Chez le *Neptunus sanguinolentus* HERBST (fig. 107), il se redresse vers le haut, en se détachant nettement. Chez les *Callinectes diacanthus* LATR. (fig. 109), il ne dépasse pas le niveau du bord antérieur poilu de la lacini.

Quel est le rôle de ce lobe portunien ?

En examinant ce qui se passe chez l'*Achelous orbicularis* RICHTER, on arrive à le considérer comme une sorte de brosse pour les fouets exopodiaux.

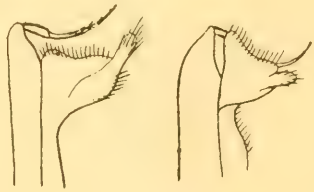


FIG. 107-108. — Lacini des maxillipèdes antérieurs. 1° chez le *Neptunus sanguinolentus* HERBST ; 2° chez le *Goniosoma anisodon* DE HAAN.

Voyons s'il y a un rôle dans la constitution des orifices respiratoires.

Chez l'*Amphitrite hastata* L., le bord antérieur poilu de la lacini et le lobe portunien s'avancent jusqu'à une très petite distance

de l'endostome qui est très accusé, et ainsi l'eau est obligée de passer par une fente étroite garnie de poils.

Chez le *Neptunus sanguinolentus* HERBST, le bord antérieur de la lacini est assez éloigné de l'endostome qui présente une incurvation antérieure, contribuant à former un orifice expirateur.

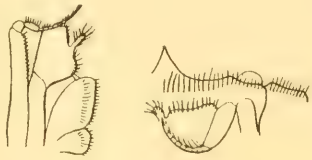


FIG. 109-110. — *Callinectes diacanthus africanus* A. M.-EDW. Lacini des maxillipèdes antérieurs et orifice respiratoire qu'elle délimite.

Chez le *Callinectes diacanthus* LATR., l'endostome est à peine indiqué par une rangée de poils (Voir fig. 110); un peu un arrière se trouve le bord antérieur de la lacini; quant au lobe portunien il atteint la ligne médiane et est balayé par les extrémités des fouets exopodiaux.

Chez le *Podophthalmus vigil* FABR., la lacini, allongée dans le sens latéral, se redresse en arrière; or, le fouet exopodial est très développé.

Lacini chez les Polybies et les Portunes. — Chez les Polybies, la lacini est courte comme chez les Carcins; le lobe portunien commence à se différencier.

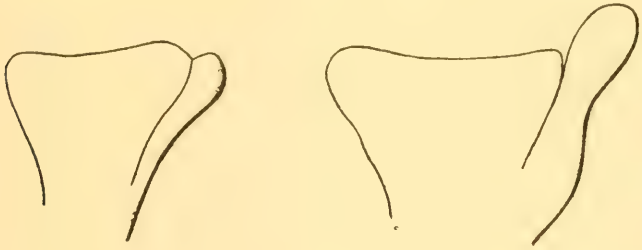


FIG. 111-112. — Lacini des pattes mâchoires antérieures chez les Portunes (*Portunus depurator* L. et *P. puber* L).

Les Portunes présentent des variations nombreuses de la lacini mais qui ne paraissent pas avoir une grande importance : chez les *Portunus puber* L. en particulier, le lobe portunien développé se dresse vers le haut.

Résumé. — En résumé, la lacini est plutôt allongée transversalement dans la première série, plutôt courte dans la deuxième : son bord antérieur garni de poils semble jouer un rôle filtrant ; quant au lobe portunien, il ne tarde pas à apparaître chez les formes différenciées des deux séries ; il semble que les lacini en s'étendant vers la crête de l'endostome pour constituer des orifices filtrants, suppléant l'absence de chambre prostomiale, rencontrent des saillies variées, qui déterminent leur contour irrégulier ; le développement du lobe portunien semble également en rapport avec celui des fouets exopodiaux, pour lesquels il servirait de brosse ; outre le lobe portunien *(p)* on observe une languette *(e)* qui résulte de ce fait que la lacini vient se mouler plus ou moins sur les mandibules ; je l'appellerai languette mandibulaire et la désignerai désormais par *m*.

§ 3. — Chambre branchiale des Portunidés.

La forme de la cavité branchiale dépend dans une certaine mesure :

1° De la largeur du sternum par rapport à la longueur de la carapace ;

2° De la largeur de la carapace par rapport à sa longueur (largeur maxima et rétrécissement postérieur) ;

3° De la distance verticale entre le sternum et le dessus de la carapace ;

4° De l'inclinaison des flancs épiméraux ;

5° De l'envahissement de la carapace par le foie.

Chez le *Platyonichus ocellatus* Latr., qui a une carapace suborbiculaire (un peu rétrécie postérieurement), le *sternum est très large*, et les flancs épiméraux sur lesquels reposent les branchies sont très peu inclinés ; aussi celles-ci ont la même inclinaison et sont très longues ; cette disposition s'accorde avec le grand aplatissement du corps.

Nous la retrouvons chez tous les Neptunes. L'*Achelous orbicularis* Richter, l'une des espèces les plus primitives, par la forme de la carapace, l'extrême aplatissement du corps, la largeur du sternum, se rapproche d'ailleurs beaucoup du *Platyonichus*

ocellatus LATR. Chez les *Amphitrite*, les *Neptunus*, les *Callinectes*, la carapace subit un élargissement des plus caractéristiques, augmenté encore par la présence de deux pointes latérales (d'où l'apparence de rétrécissement postérieur) (1). Chez l'*Amphitrite hastata* L., la largeur de la carapace est double de la longueur; chez les *Neptunus* et les *Callinectes*, elle est plus considérable encore. Le sternum est très large, comme on peut le constater chez le *Callinectes diacanthus* LATR.

Si l'on examine chez ce dernier Crabe la disposition des branchies sur les flancs épiméraux, on constate que la pente des branchies n'est jamais très prononcée : maxima pour *6 c'* et *5 c'*, faible pour *4 c* et *4 b*, elle est insignifiante pour les branchies antérieures, qui sont de plus en plus courtes.

Le *Podophthalmus vigil* FABR. se comporte comme un Neptune : la pente des branchies est faible (ces organes se trouvent presque directement sous la carapace).

Le *Polybius Henslowi* LEACH présente un *contraste complet avec le* Platyonichus ocellatus *et les Neptunes* : la carapace ne présente qu'un faible élargissement, et les branchies ont une pente plus considérable.

Chez les Portunes, l'examen du rapport $i = \frac{H}{L} = \frac{\text{longueur carapace}}{\text{largeur}}$ donne lieu à des considérations intéressantes, comme pour les *Cancer* (Voir plus haut).

Chez les Portunes de différenciation moyenne et avancée, telles que le *Portunus holsatus* FABR. ($i = 1{,}32$), le *Portunus arcuatus* LEACH ($i = 1{,}25$), le *Portunus puber* L. ($i = 1{,}33$) l'élargissement de la carapace n'est pas plus considérable que chez le *Platyonichus ocellatus* LATR. ($i = 1{,}28$).

Chez le *Portunus pusillus* LEACH, qui a une avancée frontale très prononcée, le rapport $i = \frac{H}{L}$ descend à 0,89, tandis que chez le *Portunus depurator* L. et chez le *Portunus tuberculatus* ROUX (lequel a deux épines latérales), il s'élève à 1,5 et à 1,84. Il est à remarquer que chez tous les Portunes qui présentent pour i des valeurs extrêmes, la chitinisation est anormale, et par suite la membrane de chitine est assez plastique : le *Portunus pusillus* LEACH

(1) Le foie n'envahit pas la carapace au même degré que chez les *Cancer*.

reviendrait peut-être à une forme ancestrale à front avançant voisine du *Portumnus nasutus* Latr. ; le *Portunus depurator* L. et surtout le *Portunus tuberculatus* Roux manifesteraient une tendance à l'évolution neptunienne ; et ces faits pourraient peut-être conduire à cette conclusion que les deux séries de Portunidés auraient eu un ancêtre commun, dont le *Portumnus nasutus* Latr. n'est peut-être pas très éloigné.

Remarquons pour terminer que chez les Carcins i est faible : $i = 1,13$.

Valeurs diverses du rapport $i = \frac{H}{L}$ chez les Portunidés.

Première Série

Plat. latipes.....	1	Ach. orbicularis ...		Gon. erythrodactylum	1,5
Plat. ocellatus.....	1,28	Ach. spinimanus....	1,6	Goniosoma miles ..	1,27
Plat. bipustulatus..	1,42	Amphitrite hastata ..	2		
		Neptunus.....	2 à 2,2		
		Callinectes diacanthus	2,3		

Deuxième Série

Polybius Henslowi.	1,14	Port. pusillus	0,80	Portumnus nasutus	1,13
		Port. tuberculatus .	1,84	Carcinus mænas...	1,27
		Port. depurator....	1,5		
		Port. holsatus.....	1,32		
		Port. arcuatus.....	1,25		
		Port. puber.....	1,33		

En résumé, on constate dans l'évolution des Portunidés une double tendance :

1° La *tendance neptunienne*, très marquée chez les formes dont les branchies sont peu inclinées sur le plan horizontal, et consistant dans l'*élargissement rapide de la carapace ;*

2° La tendance opposée, se manifestant chez les formes dont les branchies sont très inclinées, et consistant dans *l'accroissement antérieur de la carapace*, accompagné seulement d'un faible élargissement.

Les formes primitives des groupes ont pu présenter à la fois les les deux tendances ; ceci expliquerait que le Portumne nasuté,

malgré son avancée frontale, se rapproche par d'autres caractères des autres Portumnes et des *Platyonichus*.

Chez les Portunes qui, sous l'influence du genre de vie, présentent une chitinisation imparfaite, on retrouve ces deux tendances : le *Portunus tuberculatus* Roux s'élargit comme un Neptune, le *Portunus pusillus* Leach acquiert une avancée frontale.

La série des *Platyonichus* et des Neptunes est très remarquable ; la tendance neptunienne se manifeste déjà nettement chez les *Platyonichus* : chez les *Platyonichus ocellatus* Latr., Crabes encore assez primitifs, la largeur l'emporte déjà sur la longueur ($i = 1,28$) ; les *Platyonichus bipustulatus* M.-Edw. présentent un polymorphisme remarquable et le rapport *i variable* suivant l'âge et les races peut atteindre jusqu'à 1,42.

Chez les Goniosomes, on trouve des espèces à carapace large (1,5 : *Goniosoma erythrodactylum* Lamarck), à côté d'espèces à carapace plus étroite (1,27 : *Goniosoma miles* de Haan).

L'étude de l'évolution de la carapace conduit donc à maintenir les deux séries que j'ai établies dans le groupe des Portunidés.

§ 4. — Formules branchiales chez les Portunidés.

L'évolution de la formule branchiale se fait également d'une manière différente dans les deux séries.

Première série. — Le *Platyonichus ocellatus* Latr. offre un fait remarquable : toutes les branchies étant longues et ne présentant pas de variations de taille considérables, la podobranchie *3a* est peu développée, et n'est point enchâssée, comme cela a lieu chez les Cancéridés et beaucoup de Crabes, à la base de *3c*.

Chez l'*Achelous orbicularis* Richter, qui présente la même disposition générale des branchies, les choses sont poussées même plus loin ; chez l'unique exemplaire que j'ai eu entre les mains, je n'ai pu constater la présence de *3a*.

Chez l'*Amphitrite hastata* L., cette branchie est encore représentée, mais son axe qui ne développe plus que quelques lamelles rudimentaires oscille avec l'épipodite correspondant entre les branchies 3 et les branchies 4. Il en serait de même chez le *Neptunus*

Sayi Gibbes. Je n'ai pas trouvé cette branchie chez les *Callinectes diacanthus* Latr.

Chez tous les Neptunes, il se produit d'ailleurs un phénomène remarquable : *les branchies 3 et 2 subissent une grande réduction* ; *3c*, souvent, *3b*, toujours, sont considérablement en retrait sur *4b* ; *2c* est moins de la moitié de *4b*, et *2a* subit une réduction parallèle (Voir fig. 115).

Chez le *Podophthalmus vigil* Fabr., où *3a* est atrophiée, le phénomène est moins prononcé.

Le *Thalamita sima* M.-Edw. a la formule branchiale de l'*Achelous orbicularis* Richter.

Deuxième série. — A l'égard des branchies antérieures, les Polybies et les Portunes offrent un contraste frappant avec les *Platyonichus* et les Neptunes.

Chez les *Polybius Henslowi* Leach, les branchies 3 et 2 sont faiblement en retrait sur les branchies 4, et *3a* est bien développée : cette branchie est enchâssée à la base de *3c*.

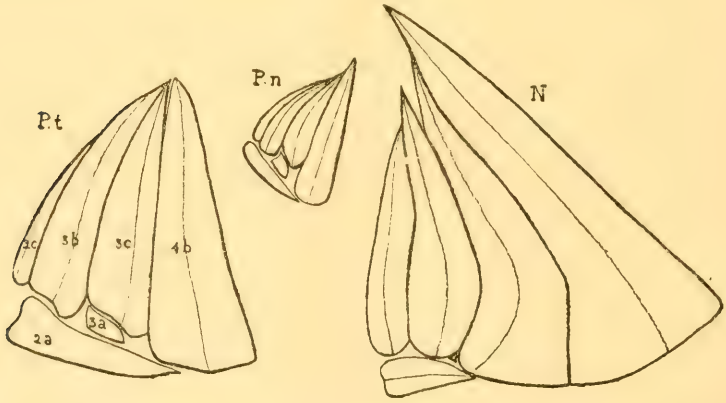


Fig. 113 à 115. — Disposition des branchies antérieures chez les Portunes, les Portumnes et les Neptunes. *P. t.*, *Portunus tuberculatus* Roux ; *P. n.*, *Portumnus nasutus* Latr. ; *N*, *Amphitrite hastata* L.

Chez les Portunes, où la réduction des branchies antérieures est un peu plus prononcée (*2c* environ moitié de *4b*), *3a est toujours bien développée* (fig. 113).

Ainsi chez le *Portunus tuberculatus* Roux, malgré l'aspect neptunien et les extrémités des branchies afoliées et déformées, la formule branchiale ne se modifie pas, et la réduction des branchies antérieures est même moindre que chez la plupart des autres espèces du même genre, c'est là précisément le contraire de ce qui se passe chez les Neptunes, et j'ai cru intéressant de donner en regard l'une de l'autre la représentation des branchies antérieures chez l'*Amphitrite hastata* L., et celle des mêmes branchies chez le *Portunus tuberculatus* Roux, espèces assez peu différenciées dans leurs groupes respectifs. Ces dessins (fig. 113 et 115) n'ont pas besoin de commentaires.

En résumé, dans la première série on constate facilement une tendance, qu'on peut qualifier de neptunienne, à savoir la *tendance à la réduction des branchies 3 et 2, et*, en particulier, *à l'atrophie de la podobranchie 3a.*

Dans la seconde série, au contraire, *3a est toujours bien développée*, et les branchies antérieures se réduisent relativement peu, même chez des formes extrêmement différenciées comme les *Portunus puber* L.

Il est possible que la tendance à la réduction des branchies antérieures soit sous la dépendance de l'inversion du courant respiratoire, car chez les formes toutes très actives de la première série les renversements doivent être très prononcés.

§ 5. — Entrée de l'eau dans la chambre branchiale chez les Portunidés.

Si l'eau entre parfois en avant, elle entre souvent en arrière, et il y aurait lieu d'examiner ce qui se passe du côté des branchies postérieures.

L'eau entre chez les Portunidés, comme chez la plupart des Crabes, par toute la fente du branchiostégite, entre les articles basilaires des diverses pattes ; chez les Portunes (Voir expériences relatives au renversement, p. 91), elle entre abondamment en avant de l'article basilaire des pinces, et aussi entre celui-ci et l'article basilaire des deuxièmes pattes thoraciques ; de même chez les Polybies et les Carcins.

Remarquons que chez toutes ces formes le groupe antérieur branchial est bien développé.

Chez les *Platyonichus*, l'eau entre en abondance entre les articles basilaires de pattes 4 et 5, comme on le constate aisément en laissant pendant un certain temps un *Platyonichus latipes* PENNANT dans de l'eau carminée : les poils qui avoisinent cette région se chargent de la matière colorante.

Il en est probablement de même chez le *Platyonichus ocellatus* LATR., comme l'indique la morphologie de la partie postérieure de la chambre branchiale.

Chez ce Crabe, comme chez tous les Portunidés d'ailleurs, *toute la partie postérieure de la chambre branchiale*, formée par les épimères 7 et 8 extrêmement développés, surtout 8 qui correspond aux pattes natatrices, *est inoccupée*; l'espace libre est considérable ; l'axe de la branchie *6 c'* est presque transversal ; la branchie elle-même se dilate un peu en arrière pour venir reposer sur une sorte de saillie apophysaire de l'épimère 7 ; sous la branchie soulevée se trouve l'indication d'un canal qui prendrait naissance à l'orifice inspirateur signalé plus haut. Quant à l'épimère 8, il n'est même plus recouvert complètement par le branchiostégite dont le bord vient s'appuyer sur une sorte de crête transversale.

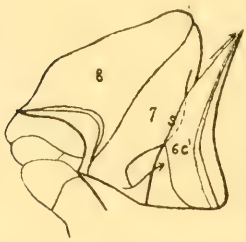


FIG. 116. — *Platyonichus ocellatus* LATR. Entrée de l'eau dans la chambre branchiale. Épimères postérieurs 8 et 7 ; *s*, saillie de l'épimère 7 ; *6 c'*, branchie postérieure.

Il y aurait lieu d'étudier avec soin les poils qui d'une façon générale garnissent le bord du branchiostégite.

§ 6. — ORNEMENTATION DE LA BRANCHIE CHEZ LES PORTUNIDÉS.

L'ornementation de la branchie chez les Portunidés est en général assez simple ; elle n'offre une certaine complication que chez le *Portumnus variegatus* LEACH, le *Platyonichus ocellatus* LATR., et l'*Achelous orbicularis* RICHTER, c'est-à-dire chez les

formes initiales des rameaux neptuniens ; chez les Polybies, les Portunes, les Carcins, elle est très faible au contraire.

Ceci ne doit pas nous étonner, car *l'ornementation de la branchie, comme d'ailleurs l'ornementation de la carapace, est fonction de l'activité chitinogène* ; or, chez les Crustacés que nous étudions en ce moment, la chitinisation est faible en général, et la carapace présente peu de crêtes, de tubercules, etc. Seuls les *Platyonichus* et les Neptunes font exception, et ce sont eux précisément qui ont des lamelles branchiales munies d'ornements.

Première série. — *Platyonichus ocellatus* Latr. — C'est un Crabe d'assez grande taille et fortement chitinisé ; le dessus de la carapace est couvert de tubercules développés surtout dans sa partie antérieure ; le front, qui est situé dans un enfoncement, a trois dents, et les bords latéraux ont cinq épines développées ; le dessous de la carapace est granuleux ; le rebord ptérygostomien saillant est couvert de tubercules, et présente, en dedans d'une ligne latérale prononcée, une crête dentée, due au frottement des pinces contre la face inférieure de la carapace. Celles-ci sont fortes, anguleuses, garnies de crêtes, d'épines, de tubercules, de brosses, ce qui indique, semble-t-il, des mœurs carnassières.

Je prendrai pour type de la branchie une des branchies 4, qui sont les plus développées.

La forme générale est celle d'une pyramide quadrangulaire (fig. 117, *A*) dont le plan de symétrie serait légèrement incurvé en S, dont la face externe serait un peu plus large que la face interne, la largeur de l'une et l'autre faces allant régulièrement en décroissant de la base au sommet. Les lamelles sont insérées perpendiculairement aux vaisseaux externe et interne : cinq ou six lamelles de grandeur croissante constituent la base de la branchie et leur bord externe est taillé en une sorte de triangle saillant, comme cela s'observe tout le long de la branchie chez certains Corystidés. Au delà de la base, l'ornementation se perfectionne et a lieu suivant un type uniforme.

La *face externe* est constituée par deux sortes de pleins cintres, entre lesquels s'étend à la façon d'un ruban le vaisseau externe, et qui sont séparés des pleins cintres des branchies voisines par des sillons prononcés ; il en résulte que les faces latérales proprement dites, celles qui sont en contact d'une branchie à l'autre, ne corres-

pondent guère qu'à la moitié de l'épaisseur totale de la branchie.

Ces *faces latérales* présentent une particularité extrêmement remarquable (fig. 117, *C*) ; dans toute leur étendue, les bords des lamelles extrêmement épaissis se touchent (1) : il faut attribuer cet épaississement à la pression et au frottement des branchies les unes contre les autres, et remarquer qu'il a un avantage : celui de maintenir les lamelles écartées les unes des autres, et par suite de forcer l'eau, pour passer de la face interne (flancs des épimères) (2) à la face externe, de couler entre les diverses lamelles.

Sur la *face interne*, assez étroite, plane, fait saillie le large vaisseau interne ; vers la base, ce vaisseau présente quelques crochets chitineux, espacés et courts, indiquant un *faible frottement de l'épipodite correspondant*, qui, en effet, est très grêle ; sur l'échantillon observé, cette face présentait d'ailleurs des traces manifestes d'ensablement. Il faut noter que cet épipodite dépend des maxillipèdes postérieurs et par suite a tendance à devenir immobile comme cela a lieu chez les formes fouisseuses.

La *face externe*, au contraire, présente une ornementation compliquée, et qui est *évidemment en rapport avec les frottements exercés par les épipodites externes*, bien développés. Les bords des lamelles sur cette face offrent typiquement de chaque côté *deux rangées d'aspérités chitineuses saillantes et bien visibles* : une rangée n'existe en général que vers la base, à quelque distance de la limite supérieure de la face latérale *(r. para-latérale)* ; l'autre rangée, sensiblement parallèle au vaisseau médian *(r. para-médiane)*, est beaucoup plus constante.

Considérant les lamelles postérieures de la branchie *4 b* (fig. 117, *A*) ; la *rangée para-latérale* se poursuit sur les 22 premières lamelles, et comprend : 1° (lamelles de la base) de simples incurvations du bord ; 2° des saillies prononcées dirigées vers le sommet de la branchie et en haut, chevauchant les unes sur les autres, et s'éloignant de plus en plus de l'axe de la branchie ; 3° de simples accidents du bord ; la *rangée para-médiane*, qui commence après les lamelles de la base, est formée également de saillies : 1° celles-ci sont d'abord

(1) Les faces latérales ont par suite une teinte différente de celles des faces externe et interne.

(2) L'eau qui entrerait par l'orifice postérieur décrit plus haut (p. 250), commencerait par glisser contre les flancs épiméraux.

dirigées du côté de la base de la branchie et ne présentent pas un alignement rigoureux ; 2° elles disparaissent ensuite sur 18 lamelles (sauf deux) ; 3° elles réapparaissaient pour former cette fois une ligne régulière parallèle au vaisseau externe, et sont alors plutôt dirigés vers la pointe de la branchie; 4° elles ont tendance à disparaître, ce qui a lieu à la pointe de la branchie.

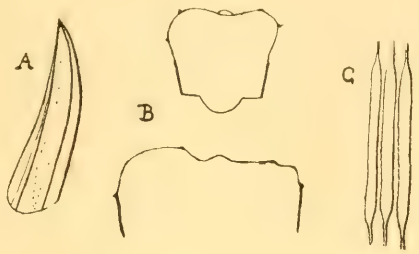


Fig. 117. — *Platyonichus ocellatus* Latr. Ornementation de la branchie. *A*, branchie *4 b* vue par le côté postéro-externe ; *B*, profils de lamelles branchiales de *4 b* et de *3 c* ; *C*, épaississement du bord des lamelles au niveau des faces latérales.

Les lamelles antérieures de la même branchie *4 b* présentent également les deux rangées de saillies chitineuses, mais la rangée para-latérale se poursuit sur une plus grande longueur, les saillies étant moins prononcées, là où il y a des saillies correspondantes de la rangée para-médiane.

La *dissymétrie* s'accentue dans la branchie voisine *3 c* (fig. 117, *B*, en bas) ; les lamelles postérieures non bombées vers la base présentent deux rangées de saillies chitineuses, correspondant aux deux lignes de tangence avec l'épipodite, — les lamelles antérieures, au contraire, fortement bombées, présentent une seule rangée de saillies, l'épipodite ne frottant les lamelles que suivant une seule ligne, qui existe dans toute la longueur de la branchie.

Chez *3 b*, la symétrie se reconstitue : les lamelles antérieures et postérieures ne présentent que la rangée para-médiane de saillies, le contour des lamelles ayant une courbure régulière ; c'est à peine si l'on trouve quelques traces des saillies para-latérales vers la base et sur les lamelles postérieures.

Il en est de même sur les lamelles postérieures de *2 c*, qui sont seules visibles.

Les branchies 5 et 6 ont l'ornementation des branchies 4; seulement les lamelles postérieures de *6 c'*, qui présentent d'ailleurs la rangée régulière des saillies para-médianes, s'allongent vers l'arrière,

et se terminent en des pointes qui chevauchent les unes sur les autres.

J'ai décrit dans ses plus petits détails l'ornementation des branchies du *Platyonichus ocellatus* LATREILLE, afin de montrer l'*influence du frottement de l'épipodite* sur le développement d'épaississements et de saillies le long du bord des lamelles branchiales, épaississements qui maintiennent l'écart des lamelles, saillies qui, accrochant celles des poils des épipodites, jouent un rôle considérable dans le nettoiement des branchies.

Achelous orbicularis RICHTER. — Chez l'*Achelous orbicularis* RICHTER, à carapace très plate, les branchies ne peuvent pas se développer en hauteur, et l'ornementation est d'un type un peu différent (fig. 118).

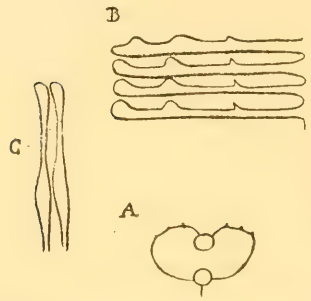


FIG. 118. — *Achelous orbicularis* RICHTER. Ornementation de la branchie. *A*, profil d'une lamelle branchiale ; *B*, ornements des lamelles, face externe ; *C*, ornements, face latérale.

Le *vaisseau interne*, peu saillant, est garni de quelques crochets, dirigés vers la base ou le sommet de la branchie suivant leur position.

Le *vaisseau externe* est débordé de part et d'autre par les lamelles. Les rangées de crochets qui garnissent la face externe de chaque côté sont au nombre de *trois* ; la rangée para-médiane est formée d'aspérités pointues dirigées en avant ; dans la rangée suivante, ces aspérités ont pris une forme hémisphérique et viennent butter chacun contre la lamelle située immédiatement en avant, maintenant ainsi l'écart ; la rangée la plus écartée (para-latérale) est composée de saillies irrégulières en forme de tête.

Les *épaississements latéraux* sont réduits; ils occupent seulement la limite des faces latérales avec la face interne, et ont la forme de fuseau.

Ainsi chez le *Platyonichus ocellatus* LATR., et chez l'*Achelous orbicularis* RICHTER, les lamelles bien régulières et rigides sont

maintenues écartées les unes des autres par des épaississements de leur bord ; il en résulte que la branchie forme un tout qui se tient bien.

Portumnus variegatus LEACH. — Chez le *Portumnus variegatus* LEACH, forme actuellement fouisseuse, la branchie est du type de celle du *Platyonichus ocellatus* LATR. Mais l'influence de la vie fouisseuse prolongée et presque exclusive modifie la chitinisation : la branchie commence à se déformer, les contours des lamelles chevauchent déjà un peu les uns sur les autres ; les saillies para-latérales de la face externe qui se trouvent sur presque toute la longueur de la branchie présentent des formes variées, têtes plus ou moins régulières rappelant les saillies correspondantes de l'*Achelous orbicularis* RICHTER.

Neptunes. — Chez les Neptunes, les faces latérales se développent en hauteur, tandis que la face externe s'aplanit, entre les diverses branchies, il n'existe plus que d'étroits sillons.

Chez le *Callinectes diacanthus* LATR (fig. 120 *C*), les lamelles ne se sont épaissies d'une façon sensible sur les faces latérales qu'à leur limite inférieure ; quant aux faces externes, elles présentent deux rangées de saillies chitineuses bien prononcées qui rappellent celles des *Platyonichus* ; la rangée para-latérale n'occupe de même que le premier tiers ou la première moitié de la branchie.

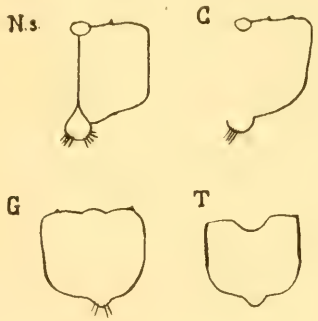


FIG. 119 à 122. — Ornementation des lamelles branchiales des Neptuniens. *N. s.*, *Neptunus sanguinolentus* HERBST ; *C*, *Callinectes diacanthus* LATR. ; *G*, *Goniosoma anisodon* DE HAAN ; *T*, *Thalamita sima* M.-EDW.

Chez le *Neptunus sanguinolentus* HERBST (fig. 119, *N. s.*), la rangée para-médiane seule est bien développée ; de plus, sur chaque demi face interne, une ligne régulière est dessinée, vers le milieu, par de légers épaississements des lamelles.

Chez les Neptunes, le vaisseau interne fortement saillant présente plusieurs rangées de poils, de diverses tailles, ornés plus ou moins

eux-mêmes ; ceux-ci développent à leur extrémité deux rangées de soies fines et acérées ; les épipodites correspondants sont relativement plus développés que chez les *Platyonichus* (Voir fig. 128).

Goniosomes. — Les branchies du *Goniosoma anisodon* DE HAAN, Crabe qui a des caractères neptuniens manifestes, ressemblent à celles des Neptunes ; à la limite des faces latérales et de la face interne, il y a des épaississements du bord des lamelles ; sur la face externe, les saillies ont la forme de tampon d'écart et rappellent celles des *Achelous*.

Thalamites. — Les branchies des Thalamites ressemblent beaucoup à celles du *Platyonichus ocellatus* LATR. ; les épaississements portent sur toute la hauteur des faces latérales.

Deuxième série. — Les branchies des Polybies et des Portunes ont une consistance bien moindre que celle des branchies que j'ai décrites jusqu'ici.

Chez le *Polybius Henslowi* LEACH (fig. 124, *P.H.*), il y a encore, à la limite des faces latérales et de la face interne, de légers tampons de séparation entre les lamelles branchiales ; mais les saillies de la face externe, peu saillantes, ne se voient pas au premier examen ; elles sont d'ailleurs assez irrégulières.

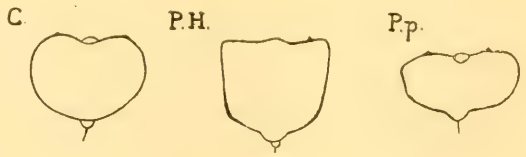


FIG. 123 à 125. — Ornementation des lamelles branchiales des Portuniens. *C. Carcinus mœnas* PENNANT ; *P. H.*, *Polybius Henslowi* LEACH ; *P. p.*, *Portunus puber* L.

Chez les Portunes, on ne trouve plus les épaississements des faces latérales, et même chez des formes de grande taille, comme le *Portunus puber* L. (fig. 125, *P.p.*), il n'y a qu'une rangée de crochets peu saillants de chaque côté du vaisseau externe. Chez le *Portunus holsatus* FABR., les lamelles sont sinueuses ; à la limite des faces

latérales et de la face externe, il se forme des saillies irrégulières ; celles-ci sont rares sur le reste de la face externe ; le vaisseau interne en revanche présente quelques poils espacés, grêles et commençant à se barbeler.

Chez le *Carcinus mœnas* PENNANT (fig. 123, *C*), le bord des lamelles porte des saillies irrégulières et peu accentuées.

En général chez les Polybies, les Portunes, les Carcins, les épaississements des faces latérales sont très atténués ou manquent, l'ornementation des faces externes est irrégulière et toujours peu prononcée ; chez tous (sauf chez le *Portunus holsatus* FABR.) le vaisseau interne saillant porte des tubercules, développés surtout vers la base, et sur chacun desquels s'insère obliquement un poil ; la direction du poil dépend de la position du tubercule (Voir plus haut, p. 191).

Chez le *Portumnus nasutus* LATR., enfin, la branchie subit l'influence de la vie fouisseuse exclusive : elle se développe mal, présentant des chevauchements et des rétrécissements qui lui donne une forme tout à fait irrégulière.

On voit donc ici encore que l'ornementation diffère suivant que l'on envisage les Crabes de l'une ou l'autre série.

§ 7. — ORNEMENTATION DES POILS DES ÉPIPODITES.

A l'ornementation des lamelles branchiales correspond celle des poils des épipodites.

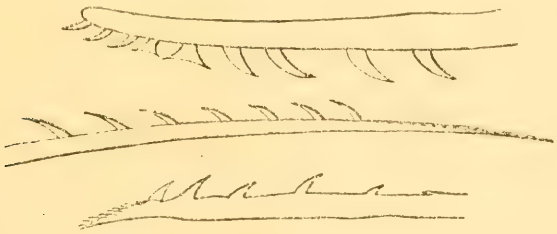


FIG. 126. — *Platyonichus ocellatus* LATR. Ornementation des poils des épipodites.

Les épipodites externes sont toujours bien développés chez les Portunidés.

Les épipodites internes le sont peu dans la première série ; chez le *Platyonichus ocellatus* LATR., l'épipodite 3 est linéaire, l'épipodite 2 est beaucoup plus court ; chez les Neptunes, l'épipodite 3, qui doit fonctionner plus activement, est un peu élargi à son extrémité. Chez les Portunes et les Carcins, les deux épipodites internes ont à peu près un égal développement (ce qui est en rapport avec la formule branchiale).

J'ai étudié l'ornementation des poils des épipodites externes (1).

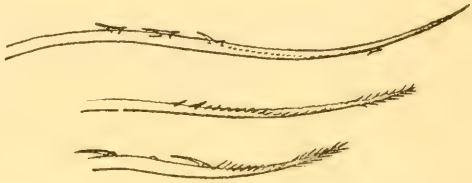


FIG. 127. — *Portumnus nasutus* LATR. Ornementation des poils des épipodites.

Chez le *Platyonichus ocellatus* LATR. (fig. 126) et le *Portumnus variegatus* LEACH, l'ornementation du poil n'est pas encore fixée,

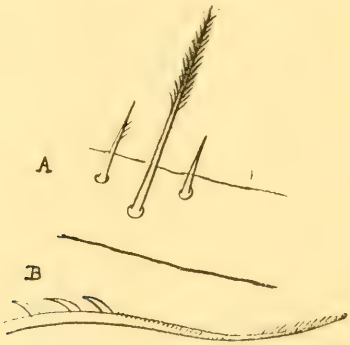


FIG. 128. — *Callinectes diacanthus* LATR. *A*, poils qui garnissent le vaisseau interne de la branchie ; *B*, poils des épipodites.

mais chez les uns et les autres on voit se constituer de forts crochets dirigés en arrière ; or, ceux-ci seront caractéristiques des Neptunes.

(1) Les poils des épipodites internes paraissent avoir des ornements de *même forme*.

Chez l'*Amphitrite hastata* L. (fig. 129), il y a deux rangées opposées d'ornements : crochets d'une part, pointes dirigées en avant d'autre part, les uns et les autres remplacés vers l'extrémité des poils par de petites saillies chitineuses qui se développent progressivement en longs poils.

Chez le *Neptunus sanguinolentus* HERBST et le *Callinectes diacanthus* LATR., il y a une ou deux rangées de crochets ; chez le *Podophthalmus vigil* FABR. il y en a deux ; l'ornementation de la pointe reste dans tous les cas la même.

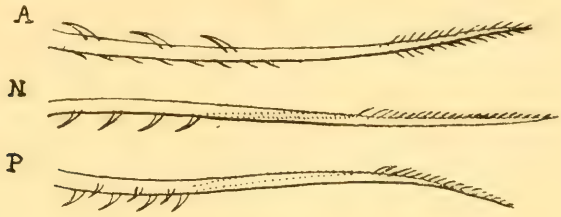


FIG. 129 à 131. — Ornementation des poils des épipodites chez les Neptunes. *A*, *Amphitrite hastata* L. ; *N*, *Neptunus sanguinolentus* HERBST ; *P*, *Podophthalmus vigil* FABR.

Les *Goniosoma miles* DE HAAN et *anisodon* DE HAAN offrent de grandes analogies avec les Neptunes.

FIG. 132-133. — Ornementation des poils des épipodites chez les Goniosomes et les Thalamites. *G*, *Goniosoma anisodon* DE HAAN ; *T*, *Thalamita sima* M.-EDW.

Chez l'*Achelous orbicularis* RICHTER (fig. 134), les crochets ont deux pointes, une dirigée en avant, l'autre en arrière ; or, on rencontre parfois de pareils crochets chez les *Platyonichus ocellatus* LATR.

Le *Thalomita sima* M.-Edw. (fig. 133) présente une grande variété de poils ; il y a encore quelques crochets irréguliers entre une région transformée en *brosse* et la région terminale.

Fig. 134. — *Achelous orbicularis* Richter. Ornementation des poils des épipodites.

Chez les *Portumnus nasutus* Latr. (fig. 127), l'ornementation est mal définie ; mais ce qui tend le plus à se former ce sont des *crochets à double pointe*, ou des *crochets à contour découpé*, les uns et les autres caractéristiques des Portunes (*Portunus tuberculatus* Roux, *P. plicatus* Risso, *P. puber* L.) et des Carcins. Chez les Polybies, il n'y a qu'une ornementation peu visible en dents de scie.

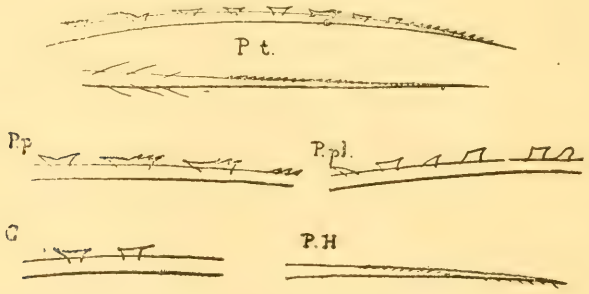
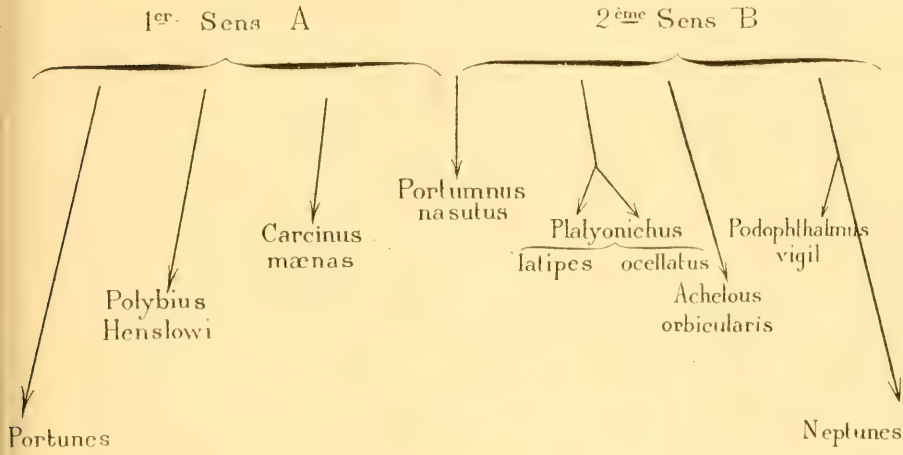


Fig. 135 à 139. — Ornementation des poils des épipodites chez les Portuniens. *P. t.*, *Portunus tuberculatus* Roux ; *P. p.*, *P. puber* L. ; *P. pl.*, *P. plicatus* Risso ; *C*, *Carcinus mænas* Pennant ; *P. H.*, *Polybius Henslowi* Leach.

Ces quelques indications ne contredisent pas le groupement des Portunidés en deux séries.

§ 8. — Résumé. — Aperçu sur la phylogénie des Portunidés. — Nouvelle classification.

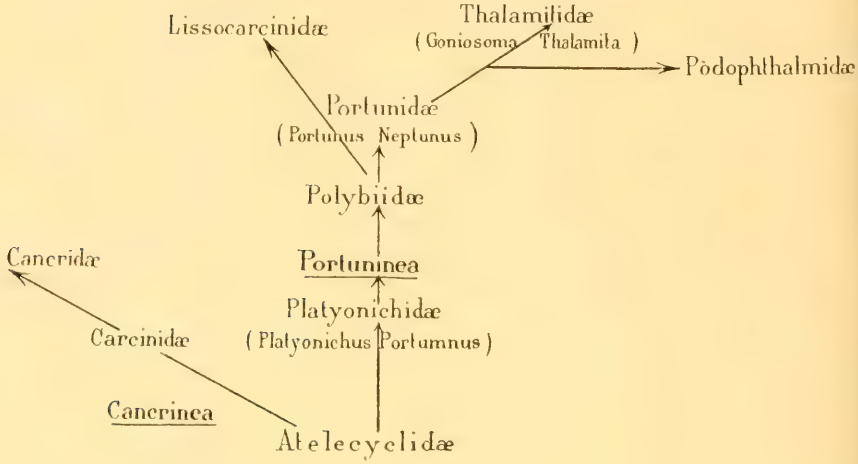
Il semble que l'évolution se soit faite dès l'origine dans deux sens différents.



Nageurs ; accidentellement fouisseurs	Fouisseurs	Nageurs
Lobe portunien	Lobe = *o* Lobe = ε	Lobe = *o* 1 ou 2 lobes
Pas de chambre prostomiale		Chambre prostomiale marquée
Branchie *3a* bien développée, enchâssée à la base de *3c*.		Branchie *3 a* réduite ou nulle (libre)
Système antérieur des branchies (3 et 2) ne subit qu'une RÉDUCTION INSIGNIFIANTE chez les Portunes (*P. tuberculatus* compris).		Syst. ant. (3 et 2) développé chez les *Platyonichus* et les *Achelous*, subit une RÉDUCTION NOTABLE chez les Neptunes.
Ornementation de la branchie très simple (se complique à peine chez les grandes espèces).		Ornementation assez compliquée, surtout chez les *Platyonichus* et les *Achelous*.

NOTA. — Les Portunes n'ont suivi la voie d'évolution A qu'avec une certaine hésitation ; certains, comme les *P. tuberculatus*, présentent en effet quelques caractères neptuniens.

Tous ces faits me permettent d'aborder la discussion de l'arbre généalogique des Portunidés (M.-Edw.) donné récemment par Ortmann [E, 94] et que je reproduis ici :



On retrouve dans ce tableau l'idée originale de Ortmann, qui est de considérer les Cyclométopes commes des Corystidés modifiés.

Sans discuter pour le moment l'origine commune que ce zoologiste attribue aux *Cancrinea* et aux *Portuninea*, je parlerai des *Platyonichidæ*, caractérisés par une chambre prostomiale des plus nettes, et verrai s'il est possible d'en faire dériver les divers Portunidés de Milne-Edwards.

J'ai étudié minutieusement une des formes les plus remarquables de ce groupe, le *Platyonichus ocellatus* Latr. ; j'ai examiné un exemplaire de grande taille.

La carapace de ce Crabe est bien chitinisée et présente des ornements variés : tubercules, crête dentée sur le rebord ptérygostomien, épines, etc.

1° La chambre prostomiale est des plus nettes : les méropodites des pattes-mâchoires postérieures beaucoup plus longs que larges

s'avancent au-devant d'un épistome presque linéaire et des articles basilaires des antennes, — gros, saillants et poilus pour les antennules, — bien développés et mobiles pour les antennes externes ; la chambre prostomiale se trouve en large communication avec les orbites, dont la paroi inférieure se dresse comme une muraille ; en dessus elle est découverte grâce à une grande érosion interorbitaire, où se dessinent à peine les trois dents frontales.

2° La carapace est un peu plus large que haute, $i = 1,28$, et les bords antéro-latéraux présentent cinq dents bien marquées.

3° Les branchies couchées sur les flancs épiméraux présentent comme ceux-ci une faible inclinaison ; elles subissent des variations de longueur peu considérables ; toutefois les podobranchies *2a* et *3a* sont très réduites, surtout *3a* ; il en est de même des épipodites qui les portent : ceux-ci sont grêles, et l'épipodite 2 n'est guère plus long que la moitié de l'épipodite 3.

4° Les poils qui garnissent ces épipodites présentent des ornements variés : dents de scie, quelquefois crochets à têtes antérieure et postérieure, souvent crochets à pointe postérieure.

5° Les branchies ont une ornementation compliquée : les bords latéraux des lamelles branchiales sont épaissis, ce qui maintient l'écart de celles-ci, et les bords externes offrent des saillies chitineuses de forme variée qui s'accrochent aux aspérités analogues des poils des épipodites.

6° Les épimères postérieurs bien développés (car ils correspondent aux pattes natatrices) restent découverts.

Le *Portumnus variegatus* Leach (= *Platyonichus latipes* Pennant), est construit identiquement comme le *Platyonichus ocellatus* Latr., mais il est presque exclusivement fouisseur, et le doigt des pattes de la cinquième paire thoracique, au lieu d'être elliptique, largement ovale, comme chez le *Platyonichus ocellatus* Latr., est de forme lancéolée svelte : de plus, la carapace n'a pas subi d'élargissement : elle est aussi large que longue.

Ce sont là d'ailleurs les deux caractères essentiels qui servent à la différenciation des genres *Platyonichus* Latr. et *Portumnus* Leach, et l'on peut dire, semble-t-il, que *les* Platyonichus *ne sont que des* Portumnus, *meilleurs nageurs, et dont la carapace s'est élargie.*

Cet élargissement se manifeste davantage chez le *Platyonichus bipustulatus* M.-Edw. (= *Pl. purpureus* Dana) du Chili et des Indes, dont la carapace jaunâtre et pointillé de rouge acquiert une teinte plus foncée avec l'âge, en même temps qu'elle s'élargit ($i = 1, 42$) ; le front, très en retrait, est armé de 4 petites dents.

Par cette forme, on passe facilement aux Lupées, aux L. dites marcheuses, telles que l'*Amphitrite hastata* L., et aux L. dites nageuses, telles que le *Neptunus sanguinolentus* Herbst et le *Callinectes diacanthus* Fabr., excellents nageurs à la carapace jaunâtre souvent tachée de rouge et élargie considérablement.

Les Lupées nous présentent encore tous les caractères essentiels des *Platyonichus* :

1° Une chambre prostomiale encore bien marquée ; des méropodites avançants et munis de sortes d'expansions antéro-latérales ; des antennes dont l'article basilaire 2, souvent indépendant du front et de l'orbite, envoie vers le bord inférieur de celle-ci une apophyse qui tend à la fermer ; un front très en retrait, ne dépassant pas l'avancée des méropodites des maxillipèdes, et muni d'un nombre pair de petites dents.

2° Une carapace souvent plus de deux fois plus large que haute ($i = 1,6$ à $2,3$), dont les bords antéro-latéraux présentent chacun 9 dents.

3° Des branchies souvent faiblement inclinées, et offrant de grandes réductions dans le groupe antérieur ; *3 c*, souvent, *3 b*, toujours, en retrait considérable sur *4 a* ; *2 a* réduite plus ou moins ; *3 a* nulle ou afoliée.

4° Des poils épipodiaux à ornementation parfaitement déterminée et caractérisée par de forts crochets dirigés en arrière.

5° Des branchies présentant des épaississements plus ou moins marqués sur les faces latérales et souvent plusieurs rangées de saillies chitineuses sur la face externe ; en même temps des poils se développent et se différencient sur le vaisseau interne.

6° Des épimères postérieurs développés (1).

(1) Auxquels se rattachent comme chez les *Platyonichus* une plateforme, sorte de gouttière allongée, pour le soutien du tube digestif.

Ainsi toutes les tendances qui apparaissent chez les *Platyonichus* se réalisent chez les Lupées : surtout l'*élargissement de la carapace* et la *réduction des branchies antérieures*, et l'on peut dire que les Lupées ne sont que des *Platyonichus* dont les caractères se sont exagérés.

A côté du rameau neptunien proprement dit, on doit placer quelques rameaux frères : ceux des *Achelous*, des Goniosomes, des Podophthalmes.

Chez les *Achelous*, la chambre prostomiale est du type neptunien (et l'article 2 des antennes est mobile), mais l'élargissement de la carapace est moindre (les bords antéro-latéraux offrent 9 dents), et la réduction des branchies ne porte que sur les podobranchies ; l'ornementation des branchies et celle des épipodites sont d'un type un peu spécial.

Chez le *Podophthalmus*, toute la région antérieure a subi des transformations bizarres, mais l'appareil branchial a des caractères neptuniens marqués.

Chez les Goniosomes, le *Goniosoma anisodon* DE HAAN, qui a beaucoup d'un Neptune, montre comment a pu se faire la multiplication des dents ; si la chambre prostomiale est plus effacée que chez les Neptunes, si l'orbite se ferme au moyen de l'apophyse mentionnée, la réduction des branchies antérieures est bien moindre.

Chez toutes ces formes, la branche *3 a* est rudimentaire ou même nulle.

Tous ces faits nous montrent qu'il n'est pas besoin d'intermédiaires entre les *Platyonichus* et les Lupées d'une part et entre les *Platyonichus* et les Goniosomes d'autre part. Je vais montrer de plus combien est erronée l'opinion des auteurs qui ont été chercher un passage dans des formes telles que les Polybies et les Portunes, qui ont une anatomie différente.

Les Polybies et les Portunes diffèrent en effet beaucoup des *Platyonichus* et des Neptunes.

1° Ces Crabes ne présentent en général aucune trace de chambre prostomiale ; le bord antérieur des maxillipèdes peut venir s'appliquer plus ou moins contre la crête de l'endostome ; les articles 2 des antennes, plus ou moins mobilisables, au lieu d'être irréguliers, sont *prismatiques* et ferment assez bien les orbites ; s'il y a parfois

un hiatus orbitaire interne, aucune apophyse ne tend à le combler ; souvent il y a une *avancée frontale* plus ou moins accusée *(Portunus pusillus)*.

2° La carapace s'élargit peu en général, et les bords antéro-latéraux ne présentent jamais plus de 5 dents (*Polybius* : $i = 1,14$; *Portunus* : $i = 1,27$ à 1,33, sauf quelques exceptions).

3° Les branchies, qui peuvent atteindre dans certains cas une inclinaison assez forte, ne subissent pas de réductions considérables dans le groupe antérieur ; même chez les formes les plus spécialisées, les podobranchies sont invariablement bien développées : *3 a* en particulier toujours enchâssée à la base de *3 c*.

4° Les poils épipodiaux présentent des ornements en dents de scie peu prononcées (*Polybius Henslowi* Leach), ou bien des têtes à deux pointes ou à pointes multiples (Portunes).

5° Les branchies offrent très rarement des épaississements latéraux (épaississements très peu marqués chez le *Polybius Henslowi* Leach) et les saillies chitineuses de la face externe, peu prononcées, sont disséminées un peu irrégulièrement.

6° Les épimères postérieures sont moins développés (1).

Deux faits importants à noter sont : 1° la présence d'une *branchie* 3a *bien développée*, comme d'ailleurs toutes les branchies ; 2° l'*absence* complète de chambre prostomiale.

Ces deux caractères sont peut-être corrélatifs et liés tous deux au peu d'importance des courants inverses.

Il résulte de ceci que *les Polybies-Portunes, aux branchies* 3a *bien développées, ne peuvent descendre, ni des Neptunes, formes très spécialisées* (3a = *o*, *carapace élargie*), *ni même des Platyonichus, qui ont si nettement des tendances neptuniennes.*

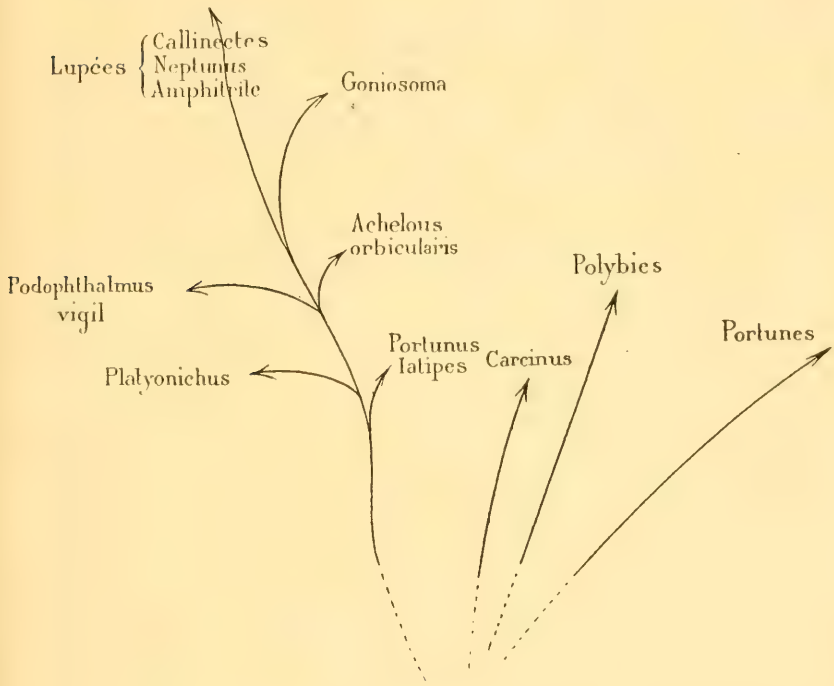
Comme d'ailleurs il serait absurde de faire dériver les *Platyonichus* des Portunes, on est forcé d'admettre que *la souche des Portunidés était au moins bifurquée lorsque les Platyonichidés se sont différenciés*, et par suite que ceux-ci ne sont pas les ancêtres des Portunidés, mais seulement peut-être ceux des Neptuniens.

On doit admettre que de bonne heure les Portunidés ont évolué

(1) La plateforme viscérale est courte et large.

dans plusieurs voies ; une voie très nette est celle qui a été suivie par les *Platyonichus* et les Lupées.

D'autres auraient conduit aux Polybies, aux Portunes, et même aux Carcins : tous ces derniers ne présentent pas, même à l'origine (?), les caractères corystidiens ; d'ailleurs il serait bien difficile de trouver leur forme ancestrale.



Depuis longtemps déjà on a rangé dans le groupe des *Platyonichidæ* (ancien genre *Platyonichus*), on ne voit pas trop pourquoi d'ailleurs, une forme à caractères archaïques manifestes, le *Portumnus nasutus* Latr., qui diffère considérablement de l'autre espèce qu'on faisait rentrer dans le même genre, le *Portumnus variegatus* Leach.

En effet :

1° Le *Portumnus nasutus* Latr. ne présente aucune trace de chambre prostoniale (moins que les *Carcinus* et que certains

Portunes), et cela bien qu'il soit fouisseur ; les pattes-mâchoires sont nettement operculiformes ; les articles 2 des antennes sont prismatiques, mobilisables (comme chez les Portunes) et ferment les orbites ; il y a un front extrêmement avançant, au lieu de l'érosion frontale des *Platyonichus* ;

2° La carapace du *Portumnus nasutus* LATR. est élargie ($i = 1, 13$) comme celle des Polybies et à peu près comme celle des Carcins ; malgré l'avancée frontale, elle est beaucoup plus élargie que celle du *Portumnus variegatus* LEACH ($i = 1$) ;

3° Mais le *Portumnus nasutus* LATR. ne peut dériver du *Portumnus variegatus* LEACH, car les podobranchies, si réduites déjà chez le second, sont bien développées chez le *Portumnus nasutus* LATR. ;

4° Les poils des épipodites ont comme ornements les plus constants ces saillies à doubles crochets, si fréquents chez les Portunes et les Carcins, si rares chez les Neptuniens ;

5° Les branchies, déformées par suite de la vie fouisseuse, ne présentent pas d'ornements saillants.

On voit, d'après tous ces faits, que le *Portumnus nasutus* LATR. est situé sur un rameau frère de ceux des Carcins, des Portunes, etc., détaché du tronc commun, certainement, avant la différenciation des *Platyonichus* et de l'autre Portumne ; il serait donc bon de retirer le *Portumnus nasutus* du genre *Portumnus* qui ne renfermerait plus qu'une espèce, le *Portumnus variegatus* LEACH, ayant des caractères corystidiens marqués et manifestant déjà une tendance à la réduction des branchies antérieures. Il est étrange en effet qu'on ait songé à placer le *Portumnus nasutus* LATR. dans le genre *Portumnus* LEACH, caractérisé, avec le genre *Platyonichus* LATR., par l'avancée des méropodites sur l'épistome non limité par une crête saillante du côté de la bouche, et aussi par la carapace pas plus large que longue, puisque ces caractères ne s'appliquent pas au *Portumnus nasutus* LATR.

Seul le doigt des pattes postérieures est semblable chez les deux Portumnes, mais cela est un caractère lié étroitement au genre de vie commun que mènent ces deux Crabes, et qui par suite n'a qu'une importance toute relative.

Mais dira-t-on ces deux espèces ont un certain air de ressemblance? Ce n'est pas étonnant chez des formes, qui, *quoique déjà éloignées l'une de l'autre*, sont encore peu différenciées, *ont eu sans doute les mêmes ancêtres* et vivent de la même vie.

Quel a été l'ancêtre commun? Il est difficile de se prononcer à cet égard. Ressemblait-il plutôt aux *Platyonichus*, plutôt au contraire au *Portumnus nasutus* LATR.? Était-ce une forme à front peu avançant, mais chez laquelle les pattes-mâchoires recouvraient une chambre prostomiale bien nette; était-ce, au contraire, une forme à front avançant?

Il me plairait assez d'adopter cette seconde opinion, car le retrait du front semble s'exagérer dans la série des Platyonichidés-Neptunidés, et marcher parallèlement à la réduction branchiale.

S'il en était ainsi, il serait *peut-être possible que les caractères corystidiens des Platyonichidés ne soient que des caractères acquis secondairement, et non des caractères primitifs, ce qui permettrait d'envisager les Corystidés comme un groupement de formes diverses se ressemblant par suite d'un genre de vie commun.*

Mais, dira-t-on pourquoi alors admettre, chez les Portunidés, un ancêtre commun, et non deux ou même plusieurs? L'adaptation à la vie nageuse, comme celle à la vie fouisseuse, a pu se manifester simultanément dans plusieurs groupes primitifs de Crabes.

Les ressemblances qui existent entre les formes des deux séries de Portunidés ne permettent guère d'adopter cette hypothèse.

Le *Portumnus variegatus* LEACH ressemble un peu au *Portumnus nasutus* LATR., *certains Portunes prennent des aspects neptuniens.* Et il me faut ici rappeler ces deux Portunes chez lesquels la fonction chitinogène est manifestement troublée, le *Portunus pusillus* LEACH qui vit dans les fonds à Algues calcaires et dans les profondeurs et le *Portunus tuberculatus* ROUX qui se rencontre souvent avec le précédent; la première de ces formes semble revenir à un état ancestral, prenant un peu, avec son avancée frontale, l'aspect d'un *Portumnus nasutus* LATR., la seconde, au contraire, bien qu'ayant l'appareil branchial des Portunes, prend un aspect neptunien et élargit d'une façon inusitée chez les Portunes sa carapace ($i = 1,6$); en même temps les méropodites des pattes-mâchoires acquièrent des

expansions latérales, qui soulèvent ces appendices au-dessus de l'endostome.

Ainsi il semble qu'un état maladif (état aphyxique peut-être) réveille chez le Portune des souvenirs ancestraux ; comme chez l'ancêtre, on verrait se manifester la double tendance, celle à la conservation de l'avancée frontale, celle à la constitution d'une chambre prostomiale de Neptune.

Beaucoup d'auteurs (Voir *Traité de Zoologie de* M. Edmond Perrier) partagent la famille des Portunidés en deux groupes :

1° Les Platyonichinæ, comprennent les *Carcinus*, les *Portumnus* les *Platyonichus*, les *Polybius ;*

2° Les Portuninæ, comprennent les *Portunus*, les *Thalamita*, les *Lupa*.

Chez les premiers, les lacini des pattes-mâchoires antérieures présentent un lobe portunien rudimentaire ou nul ; chez les seconds, le lobe dit portunien est bien développé. Cette tendance à la formation d'un lobe portunien est une tendance commune aux diverses branches de Portunidés et même se retrouvera chez les Xanthidés ; c'est là un caractère de faible importance pour la classification, car c'est un caractère adaptatif, ou même accidentel.

En résumé, nous croyons utile de modifier la classification des Portunidés de la façon suivante :

PORTUNINÆ Ortmann	Neptuniens Bohn	*Platyonichidés*...	Platyonichus.
			Portumnus (une seule espèce: *P. latipes*).
		Neptunidés.....	Lupa (Amphitrite, Neptunus, Callinectes).
			Achelous.
		Podophthalmidés	Podophthalmus.
		Goniosimidés....	Goniosoma.
	Portuniens Bohn	*Carcinidés*.....	Portumnoïdes Bohn (une espèce: *P. Garstangi*).
			Carcinus.
		Portunidés.....	Portunus et Bathynectes.
		Polybiés..... ...	Polybius.

Nouvelle classification des *Portuninæ*.

Je démembre ainsi la famille des *Polybiidæ* de divers auteurs, la famille des *Platyonichidæ* de ORTMANN, et le genre *Portumnus* lui-même. Ce genre ne comprendrait plus que le *P. latipes* et rentrerait dans la famille des Platyonichidés ; quant au *Portumnus nasutus* LATR., pour éviter des confusions regrettables, je propose de le désigner sous le nom de *Portumnoïdes Garstangi* (= *Portumnoïdes nasutus*), et de le placer à côté des *Carcinus* dans la famille des Carcinidés, car je considère avec GARSTANG que ces deux Crabes offrent beaucoup de ressemblances.

CHAPITRE IV

Les Xanthidés.

Le groupe des Xanthidés (sens large) comprend une multitude d'espèces ; or, je n'ai pu examiner sur le vivant que 5 d'entre elles, à savoir : deux Xanthes (*Xantho floridus* MONTAGU, *X. rivulosus* RISSO, deux *Pilumnus* (*P. hirtellus* LINNÉ, *P. spinifer* M.-EDW.), une Eriphie (*Eriphia spinifrons* HERBST). Par conséquent il ne m'a pas été possible d'appliquer les résultats de l'étude physiologique de ces Crabes à leur étude morphologique. C'est dommage, car il n'y a pas de question plus embrouillée que celle de l'origine et de l'enchaînement des divers Xanthidés : la plupart des carcinologistes ont échoué en voulant la résoudre. J'ai été entraîné comme bien d'autres par la difficulté même du sujet : pendant plus d'un an, guidé par les conseils d'un de mes éminents maîtres, M. BOUVIER, et m'aidant de données acquises dans l'étude à la fois morphologique et physiologique que j'ai faite des Portunidés, j'ai examiné minutieusement un grand nombre d'espèces de Xanthidés, et je me suis acharné, en vain, à la résolution d'un problème qui restera, je crois, irrésolu tant que l'étude physiologique de ces Crabes (respiration, chitinisation, pigmentation, etc.) ne sera pas poussée plus loin.

Quoi qu'il en soit, j'ai accumulé beaucoup de matériaux ; peut-être pourrai-je publier un jour le résultat de mes recherches ; en attendant je donnerai ici quelques aperçus sur les formes les plus suggestives du groupe.

1° J'étudierai avec assez détails la série des Xanthes ;

2° Je dirai quelques mots des Actées, formes qui paraissent se rattacher assez nettement aux précédentes ;

3° J'examinerai et comparerai entre elles des espèces qui paraissent isolées : les Carpilies, les *Pseudozius*, les *Epixanthus* et les *Eurytium* ;

4° Je signalerai un genre très intéressant, vu la variabilité de ses caractères, les Panopées ;

5° J'étudierai le *Paragalene longicrura* NARDO.

La plupart de ces formes se prêtent particulièrement à la *recherche de l'origine des Xanthidés.* Si on peut démontrer rigoureusement l'origine atélécyclienne des *Cancer*, si l'on entrevoit dans une forme voisine du *Portumnoïdes Garstangi* Bohn (= *Portumnus nasutus* Latr.) l'ancêtre des Portunidés, il est en revanche bien difficile de voir d'où s'est détaché le rameau xanthien.

§ 1. — La série des Xanthes.

Parmi les Xanthes, on trouve une forme très intéressante à cet égard : le *Cycloxanthus 16-dentatus.*

Étude du *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. — Avec sa carapace peu élargie, son front étroit et saillant, ses pattes-mâchoires avançantes au-dessus d'une dépression prostomiale, ce Crustacé a l'allure d'*un Crabe primitif.* Quand on le voit pour la première fois, on lui trouve une certaine ressemblance avec les *Atelecyclus*, dont il a le contour général et les dents du bord antéro-latéral, et aussi avec les *Cancer*, dont il paraît avoir la chitine et le pigment. Malgré cela c'est un Xanthe, c'est-à-dire un Crustacé assez différent d'un *Cancer*.

Toutefois on peut se demander si l'*évolution xanthienne* n'aurait pas eu un point de départ voisin de celui de l'*évolution cancérienne*; tandis que celle-ci se serait faite dans un sens unique, la première aurait eu lieu suivant des voies multiples.

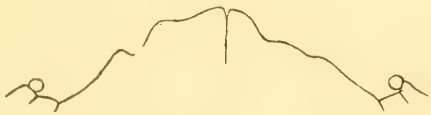


Fig. 140. — *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. Front asymétrique.

Le front du *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. est remarquable. C'est un front avançant, divisé sur la ligne médiane par une suture longitudinale. Chez l'échantillon que j'ai observé, originaire du Chili, les deux parties droite et gauche de l'avancée frontale présentaient une asymétrie marquée, un des côtés ayant subi un arrêt de développement considérable par rapport à l'autre ; il y a comme

une annonce de ce qui a lieu chez les Xanthes où *le front, divisé par une fente médiane en deux parties, constitue une avancée variable, faible en général.* Si l'on ne tenait par compte de l'étroite fissure médiane, on pourrait considérer que le front du *Cycloxanthus* présente un nombre impair de festons : un lobe médian et deux lobes latéraux, comme cela a lieu d'ailleurs chez des formes primitives de Portunidés : le *Portumnoïdes Garstangi* Bohn (*Portumnus nasutus* Latr.) et le *Carcinus mœnas* Pennant (espèce où l'on peut rencontrer anormalement la division du front en deux parties).

Chez le *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. l'avancée frontale se projette au-dessus des antennes : les antennules peuvent se replier *obliquement* au-devant de leurs articles basilaires, et sans que des loges nettes soient creusées pour les recevoir ; les antennes ont le 2e *article basilaire large et assez régulier, appuyé contre une forte saillie sous-orbitaire*, qui le dépasse ; les deux articles suivants, libres entre le front et la paroi sous-orbitaire, sont encore bien développés ; le fouet est assez court. On retrouve là quelque peu les caractères des *Thia*, chez lesquels les antennules sont couchées sous l'auvent frontal, les articles basilaires sont éloignés du bord du front et situés à une certaine distance d'une avancée sous-orbitaire ; il y a encore quelques ressemblances avec le *Portumnoïdes nasutus* et le *Carcinus mœnas* : la direction des antennules est la même chez toutes ces espèces.

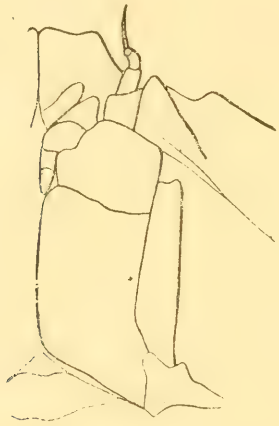
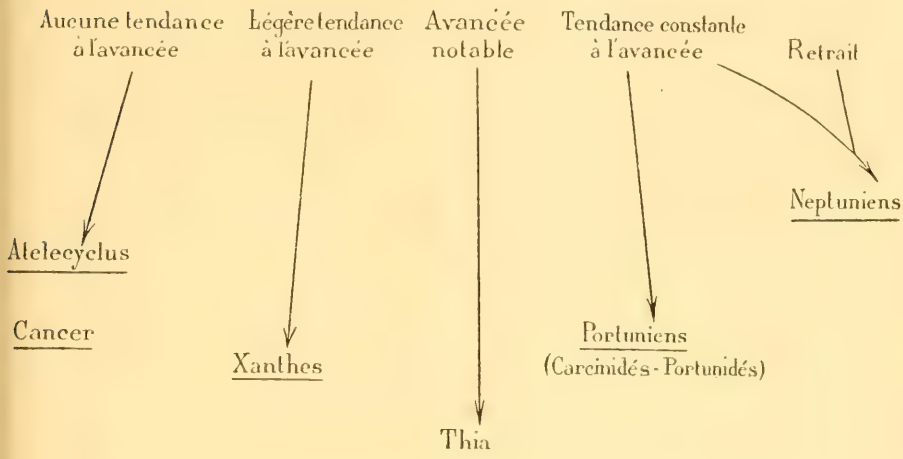


Fig. 141. — *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. Chambre prostomiale.

Le *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. semble être une forme assez primitives offrant des ressemblances multiplies et par suite assez vagues : 1° avec les *Atelecyclus* et les *Cancer*, 2° avec les *Portumnoïdes* et les *Carcinus*, 3° avec les *Thia*. Elle nous indiquerait peut-être que les Xanthidés dérivent, comme les Portunidés, de formes à avancée frontale assez marquée.

Le schéma suivant indiquerait l'*évolution du front* chez les Crabes primitifs.



L'appareil branchiale du *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. est celui d'un Xanthe typique ; le méropodite des maxillipèdes postérieurs ressemble à celui des Xanthes, la lacini des maxillipèdes

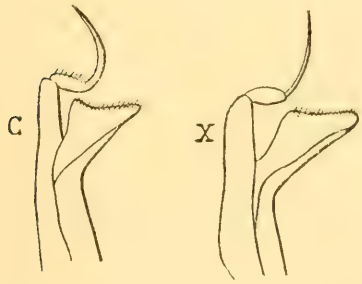


Fig. 142-143. — Lacini des maxillipèdes antérieurs. 1° chez le *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. (*C*); 2° chez le *Xantho floridus* Montagu (*X*).

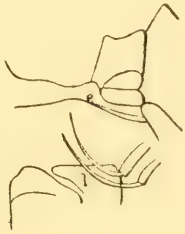


Fig. 144. — *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. Disposition de la lacini *l*. dans l'espace prélabial ; *e*, crête endostomiale.

antérieurs (fig. 142, *C*) s'étend transversalement jusque sur le devant des mandibules, rappelant beaucoup celle du *Xantho floridus*

Montagu (fig. 143, *X*); les poils des épipodites sont identiques, de même le nombre et l'ornementation des branchies.

Autres formes étudiées. — Le *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. permet donc de passer directement aux Xanthes *(Xantho, Xanthodius, Xanthodes)*. Je n'essayerai pas d'établir des coupures génériques : celles-ci seraient un peu illusoires chez des formes si plastiques, dont les caractères de détail ont évolué dans une multitude de directions.

Les *Leptodius* ont les extrémités des doigts en forme de cuiller, mais ce caractère peut se rencontrer chez certains Xanthes. L'union de l'article basilaire des antennes avec le front est un caractère bien infidèle pour la séparation des *Xantho* et *Xanthodes*.

Parmi ceux-ci, il y a des formes relativement grandes, à carapace élargie et aplatie, épaisse et lisse, et d'autres petites, à carapace moins élargie, accidentée et souvent ornée de poils.

J'ai étudié les Xanthes suivants :

1. *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. ; Chili.
2. *Cycloxanthus californensis* Rathbun (Auct. det.) ; Catalina Harbor, 30-41 brasses, W. H. Dall.
3. *Xantho rivulosus* Risso (Bouv. det.) ; Méditerranée.
4. *X. floridus* Montagu ; Messine.
5. *X. tuberculatus* Couch (Edw. et Bouv det.) ; Talisman, 1883, 8 juillet, 355 m.
6. *Xantho bidentatus* M.-Edw. ; Samoa, 1887.
7. *Xantho punctatus* ♀ M.-Edw. ; Samoa, 1887.
8. *Xantho varius* ♀ ; Samoa, 1887.
9. *Xanthodius Sternberghi* Stimpson (Mus. Yale Coll.) ; baie de Panama, F. H. Bradley coll.
10. *Xanthodes Taylori* Stimpson (A M.-Edw. det.) ; San Diego, Lord Esmare coll.
11. *Xanthodes eriphioïdes* A. M.-Edw. (Edw. et Bouv. det.) ; Talisman, 1883, juillet, Cap Vert, La Praya, 10-30m.
12. *Xanthodes granosus* (Edw. et Bouv. det. ; type) ; idem.
13. *Xanthodes Talismani* (Edw. et Bouv. det. ; type).
14. *Xanthodes melanodactylus* A. M.-Edw. (Edw. et Bouv. det.) ; Travailleur, 9 août 1882, Desertas, 100 à 150m.

Forme de la carapace. — Chez ces diverses espèces, j'ai déterminé le rapport de la longueur de la carapace à sa largeur maxima, $i = \frac{H}{L}$

Voici le tableau des résultats trouvés.

Cycloxanthus sexdecemdentatus.	1,38
Cycloxanthus californensis	1,45 à 1,46

Xantho rivulosus.....	1,53	Xantho tuberculatus.....	1,52
Xantho floridus.....	1,47	Xanthodes eriphioïdes.....	1,57
Xantho bidentatus.....	1,73	Xanthodes granosus.....	1,40
Xantho varius.....	1,72	Xanthodes melanodactylus.....	1,48
Xanthodius Sternberghi.....	1,73		

On voit que les *Cycloxanthus* ne présentent qu'un très faible élargissement de la carapace ($i = 1,38$ à $1,46$). Les Xanthes proprement dits *(Xantho, Xanthodius)*, ont une tendance à l'élargissement qui se manifeste peu chez les Xanthes d'Europe, mais qui atteint chez certains Xanthes de Samoa une valeur élevée ($i = 1,73$). Les *Xanthodes*, comme le *Xantho tuberculatus*, ont une très petite taille et un faible indice d'élargissement ($i = 1,40$ à $1,57$).

L'élargissement porte sur une zone notable de la carapace : cette zone forme une bande transversale, plane sensiblement, et laisse en avant d'elle une région déclive (gastrique antérieure et frontale) et en arrière une région légèrement excavée de chaque côté pour recevoir les pattes postérieures (ceci est très net chez le *X. floridus*).

Ornementation de la carapace. — Chez le *Cycloxanthus 16-dentatus*, la carapace présente les bombements caractéristiques des Xanthes (b. stomacal et 2 b. latéraux) ; le front est festonné, les bords antéro-latéraux de la carapace offrent 9 dents obtuses, irrégulières. La chitine développe seulement quelques poils dans la région postérieure du branchiostégite.

Chez le *Cycl. californensis*, les dents antéro-latérales sont fort inégales.

Les Xanthes présentent des variations infinies dans le genre d'ornementation. C'est sur cette dernière que Milne-Edwards s'est

basé pour ranger les diverses espèces qu'il a décrites dans son *Histoire naturelle des Crustacés* (I, p. 389 à 399).

§ A. Espèces dont la carapace est granuleuse ou tuberculeuse en dessus.

a. Pates des 4 dernières paires, ni épineuses, ni dentées.

*a** Carapace couverte de GRANULATIONS ARRONDIES et ISOLÉES :

X. hirtissimus, *X. rufo-punctatus*, *X. asper*, *X. setiger*, *X. scaber*, *X. Lamarckii*.

*a*** Car. couverte de petits TUBERCULES SOUDÉS entre eux par doubles rangées, et ayant l'aspect vermoulu :

X. vermiculatus.

aa. Pates des 4 d. p., ni épineuses, ni dentées (CAR. TUBERCULEUSE)

X. Reynaudii, *X. Peronii*.

§. B. Espèces dont la carapace n'est couverte ni de granulations ni de tubercules.

b. Mains et pates des 4 d. p. dépourvues de crête tranchante sur leur bord supérieur.

*b** Car. bosselée dans toute son étendue et piquetée (b. a. l. f. dentés). *X. impressus*.

*b*** Car. bosselée antérieurement, plane dans moitié postérieure (bords a. l. fortement dentés).

X. lividus, *X. floridus*, *X. rivulosus*, *X. parvulus*, *X. hirtipes*.

*b**** Car. sans bossellements notables.

X. crenatus, *X. Gaudichaudii*, *X. punctatus*, *X. planus*, *X. rotundifrons*.

bb. M. et p. des 4 d. p. avec crête longitudinale.

M. BOUVIER dans son étude récente sur les Xanthes d'Europe [E,98] a montré l'*importance des caractères tirés de l'ornementation*. Le *Xantho rivulosus* RISSO et le *Xantho floridus* MONTAGU ont une carapace unie ou ornée de ponctuations, et dans tous les cas très peu granuleuse (pas de lignes granuleuses sur le corps et sur la pince des pattes antérieures), — souvent pas de poils sur la face externe et le bord antérieur du carpe et du propodite des pattes ambulatoires.

Chez le *Xantho rivulosus*, le front est moins infléchi, les sillons de la carapace sont beaucoup moins profonds, les dents latérales sont moins saillantes et plus aiguës. Chez le *Xantho floridus*, il existe presque toujours des *anfractuosités* sous forme de *larges ponctuations irrégulières* dans les régions ptérygostomiennes, parfois sur l'épistome (+ sur les pattes-mâchoires externes), dans certains cas même sur la partie antérieure de la carapace ; le bord supérieur des articles moyens des pattes ambulatoires est le plus souvent irrégulier, des *épines* et des *tubercules* s'y développent sur le méropodite ; la face externe des mêmes articles présente fréquemment des *anfractuosités longitudinales* qui séparent un ou deux bourrelets saillants ; souvent enfin on voit apparaître sur le carpe des pattes antérieures des *anfractuosités irrégulières*, et, sur la face externe de la pince, des sortes de *rides transversales*. Le Muséum possède un *exemplaire de* Xantho floridus, *très rugueux*, plus rugueux que celui qu'a décrit Heller, à tort, sous le nom de *Xantho tuberculatus*, qui a encore plus d'*anfractuosités méandriformes* sur le carpe des pattes antérieures, plus de *dépressions transversales* sur les pinces et sur les pattes ambulatoires, qui porte même comme lui deux tubercules dans la région hépatique.

Chez le *Xantho tuberculatus* Couch, la carapace est recouverte surtout dans dans ses parties dorso-latérales de *lignes de granules transversales ou légèrement obliques* (notamment deux ou trois de ces lignes sur l'aire hépatique, qui n'est ni tuberculeuse, ni lobée, et une immédiatement en arrière du bord frontal) ; — les régions ptérygostomiennes sont ornées de gros granules, l'épistome est lisse ; — les pattes antérieures sont munies de *gros granules* sur la face externe du méropodite et d'un certain nombre d'*épines* sur le bord supérieur du même article ; le carpe est orné de *lignes granuleuses* droites ou arquées et très saillantes, qui déterminent à sa surface des *dessins* le plus souvent *méandriformes* (aspect corrodé avec l'âge) ; la face externe des pinces, chez les jeunes, est ornée de quelques lignes longitudinales de gros granules entre lesquelles se trouvent d'autres granules plus petits, etc. ; — les pattes ambulatoires sont munies de *poils* serrés et inégaux sur toute leur longueur ; il y a des *épines* sur le bord supérieur du méropodite et parfois aussi sur le bord supérieur du carpe.

J'ai tenu à donner ces quelques extraits du mémoire de M. Bouvier pour montrer les *variations en nombre infini de l'ornementation*

chez les Xanthes ; ces variations sont caractéristiques de *formes peu différenciées* ; notons pour le moment la tendance à la formation d'*anfractuosités* dans la carapace ; nous retrouverons celles-ci chez des types plus différenciés.

La carapace des Xanthes est bosselée ; des régions plus ou moins saillantes sont séparées par des sillons plus ou moins profonds. Ceci est particulièrement net chez le *Xantho floridus*, à carapace peu élargie ($i = 1, 47$) ; chez le *Xantho rivulosus*, à carapace plus large ($i = 1,53$), le relief de la carapace qui s'aplanit s'efface ; de même les dent ; les *Xantho bidentatus* et *varius* de Samoa ont des carapaces très larges et peu accidentées ; de même le *Xanthodius Sternberghi*.

Le *Xantho tuberculatus*, qui vit uniquement dans les profondeurs, et qui a une *carapace de petite taille* et déjà *granuleuse*, nous conduit aux *Xanthodes*, petits Xanthes qui ont été recueillis en abondance par le Travailleur et le Talisman dans la région du Cap Vert et dans les profondeurs.

Chez les *Xanthodes*, on voit se différencier progressivement des poils extrêmement curieux, *des poils en massue*, rappelant un peu ceux des *Pilumnus* ; la plupart des poils chez les *Xantho rivulosus* et *tuberculatus* ont leur extrémité arrondie garnie d'une houppe de poils secondaires ; chez le *Xantho rivulosus*, les poils présentent quelquefois dans leur région subterminale un pointillé de courtes saillies chitineuses. Il en est de même chez le *Xanthodes Taylori*, mais les saillies les plus éloignées du sommet s'hypertrophient en poils secondaires ; chez le *Xanthodes eriphioïdes*, enfin, on a de véritables poils en massue.

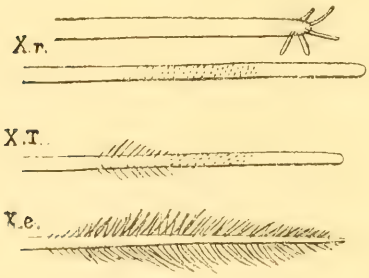


Fig. 145 à 147. — Ornementation progressive des poils de la carapace chez les *Xantho* et les *Xanthodes* (formation des poils en massue). *X. r.*, *Xantho rivulosus* Risso ; *X. T.*, *Xanthodes Taylori* Stimpson ; *X. e.*, *Xanthodes eriphioïdes* A. M.-Edw.

Des faits de ce genre, relatifs à l'évolution d'un détail de l'ornementation, ont une plus grande importance qu'on ne pourrait

le penser; celui que je viens de citer servira peut-être dans la discussion de la parenté des *Pilumnus*.

Disposition antennaire. — J'ai déjà insisté sur la disposition antennaire du *Cycloxanthus 16-dentatus*, disposition qui paraît assez primitive et rappelle un peu celle présentée par les *Thia* : le front se projette comme un auvent au-dessus des antennes.

Chez le *Cycloxanthus californensis* décrit par Rathbun, l'article 2 des antennes vient s'appuyer (se souder) contre un bourrelet latéral du front; deux fossettes assez profondes reçoivent les antennules. C'est là un passage vers le *Xantho floridus*.

Fig. 148. — *Cycloxanthus californensis* Rathbun. Chambre prostomiale.

Fig. 149. — *Xantho varius*. Antennes et maxillipèdes postérieurs.

Chez cette dernière espèce, le front est moyennement avançant et très déclive; étroit, il s'incurve vers ses deux extrémités latérales de manière à former deux bourrelets sur lesquels viennent s'appuyer, par leur angle supéro-interne, les articles 2 des antennes; ceux-ci ont une direction oblique, et, quoique bien développés en largeur et en hauteur, ils n'atteignent pas le sommet de l'avancée ptérygostomienne; les articles 3 et 4 sont encore assez développés, et sont situés dans un hiatus compris entre le front et la paroi orbitaire inférieure; le fouet est court; entre les articles 2 des antennes droite et gauche se trouvent des fossettes antennulaires, situées,

comme l'épistome, sur un plan supérieur à celui des pattes-mâchoires externes.

Une des caractéristiques essentielles des Xanthes paraît être la suivante : articles 2 des antennes, larges, mais *relativement* courts (plus courts que l'avancée ptérygosto-mienne) et venant s'appuyer, par leur angle supéro-interne, sur une certaine étendue d'un repli formé par l'angle externe du front.

Fig. 150. — *Xantho rivulosus* Risso. Disposition des antennes externes.

C'est sur une variation de détail de ce caractère que repose la distinction entre les *Xantho* et les *Xanthodes* (Voir à ce sujet Ortmann. *Z. Jahr.*, VII, 3, p. 443-4).

Orifices antérieurs des gouttières des scaphognathites. — La disposition antennaire varie relativement peu chez les Xanthes et ne semble pas avoir une grande influence sur la manière dont le courant respiratoire sort ou entre. En revanche d'autres appendices (buccaux) subissent des *variations multiples* qui peuvent être en rapport avec la circulation de l'eau.

L'épistome bien développé est limité par une crête endostomiale (fig. 151, *e*), peu élevée, surtout au voisinage de la ligne médiane ; c'est en ce dernier point que semblent converger les courants respiratoires de sortie ; les pattes-mâchoires sont un peu écartées de cette crête, et ne la dépassent en avant que chez les *Cycloxanthus*. L'espace prélabial ne présente pas de crêtes, mais on y voit s'avancer les lacini des pattes-mâchoires internes, qui, en général, se prolongent en avant des mandibules, assez près de la ligne médiane, et offrent des formes assez différentes.

M. Bouvier a montré [E, 98] que le *lobe portunien*, nul chez le *Xantho floridus*, rudimentaire chez le *X. rivulosus*, est développé chez le *Xantho tuberculatus* et les *Xanthodes*.

Il est curieux de retrouver ici le lobe dit *portunien*, et de le voir se découper progressivement en passant des Xanthes aux *Xanthodes*, comme on le voit se différencier dans la série des Neptuniens et dans celle des Portuniens (Voir plus haut, p. 241).

Chez le *Cycloxanthus 16-dentatus* (fig. 144), le bord antérieur de la lacini ne dépasse pas le niveau des mandibules, mais une lan-

guette s'avance au-devant de ceux-ci sur une certaine longueur ; chez le *Cycl. californensis*, les choses s'accentuent ; chez la plupart des *Xantho*, la lacini, notablement allongée dans le sens transversal, n'atteint pas cependant la ligne médiane ; elle se détache davantage de la mandibule ; son bord antérieur est situé très avant dans l'espace prélabial et est assez écarté de la paroi sur laquelle glisse l'eau ; chez le *Xantho varius*, la lacini a une disposition tout à fait spéciale : elle n'avance pas plus que chez les *Cycloxanthus*, mais elle est très courte dans le sens transversal.

Chez les *Xanthodes* (fig. 155-56), la lacini, courte en général, s'incurve souvent, ainsi que son bord antérieur poilu *(X. Talismani*, *X. melanodactylus)* de manière à constituer une sorte d'orifice expirateur.

Fig. 151-152. — *Xantho varius*. Disposition de la lacini dans l'espace prélabial. *l*, lacini ; *e*, endostome ; *m*, facette mandibulaire de la lacini.

Aux variations de position correspondent en effet des variations de forme.

La lacini a vaguement la forme d'un tétraèdre à sommet antéro-interne, dont les faces sont : l'une supérieure (face regardant le plafond de l'espace prélabial), l'autre inférieure, la troisième interne.

Cette dernière (fig. 152, *m*) qui est en continuité avec une des faces de la tige portant la lacini se moule plus ou moins sur les mandibules et offre des variations nombreuses, qui entraînent des différences d'aspect considérables de la lacini. Chez le *Cycloxanthus 16-dentatus*, elle regarde en haut et se rétrécit progressivement jusqu'au sommet de la lacini ; chez le *Xantho floridus*, il en est de même, sauf que, le rétrécissement étant brusque, la face est remplacée presque tout de suite par un simple bord. Chez le *Xantho rivulosus*, cette face est incurvée et son bord inférieur déborde, par suite d'une extension vers la ligne médiane de la face de même nom ; dans d'autres cas c'est l'inverse : chez le *X. punctatus* la face

supérieure déborde au-devant de la facette interne. Dans d'autres cas enfin c'est la face interne, bien développée, qui déborde sur les deux autres faces *(X. varius)*; dans certaines dispositions, on entrevoit

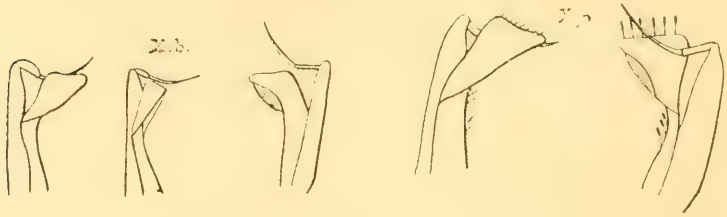


Fig. 153. — *Xantho bidentatus* M.-Edw. Maxillipède antérieur gauche.

Fig. 154. — *Xantho punctatus* M.-Edw. Maxillipède antérieur gauche.

comme une ébauche de lobe portunien *(X. rivulosus)*, *X. varius*, mais ce lobe rudimentaire a des valeurs différentes, étant formé par les trois faces indifféremment, et soit par leur bord ou par leur sommet ; il semble résulter des contacts variés de la lacini avec la mandibule et son palpe, et n'avoir aucune importance physiologique, dans la respiration toutefois. Il est à remarquer que la formation de ce lobe dépend surtout de la forme de la face interne, et que

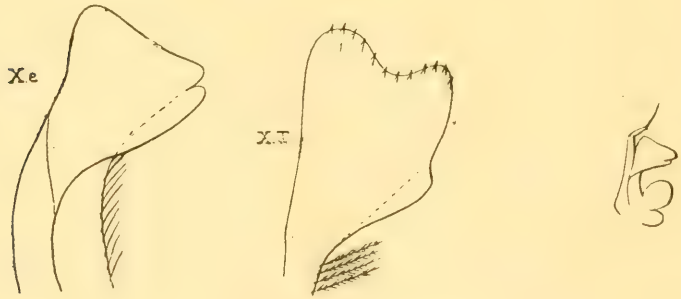


Fig. 155-156. — Lacini des maxillipèdes antérieurs chez les *Xanthodes*. *X. e.*, *Xanthodes eriphioïdes* A. M.-Edw ; *X. T.*, *X. Talismani* M.-Edw. et Bouv.

Fig. 157. — *Xantho tuberculatus* Couch. Lacini.

celle-ci est en général en relation avec la forme générale de la lacini : elle est sensiblement la même chez le *Cycloxanthus 16-dentatus*, le *Xantho floridus*, et le *Xanthodius Sternberghi* ; or, chez ces trois espèces la lacini s'allonge beaucoup transversalement au-devant

des mandibules, et il n'y a aucune apparence de lobe portunien.

Chez les *Xanthodes* (fig. 155-56), il y a un lobe portunien constitué en général par l'extension d'une partie du bord interne de la face supérieure vers la ligne médiane, au-dessus du palpe des mandibules semble-t-il *(X. Talismani, X. eriphioïdes)*; c'est une languette qui n'a aucune importance physiologique, de formation purement accidentelle ; il en est de même chez le *Xantho tuberculatus* (fig. 157).

Ce qui est plus important, ce sont les variations de forme et de position du bord antérieur de la lacini ; ce bord est toujours garni de longs poils filtrants ; il est très long chez les espèces primitives *(Cycloxanthus)*, droit chez les *Xantho* et *Xanthodius*, court chez beaucoup de *Xanthodes*, et contribue alors à constituer un orifice respiratoire.

Ces considérations sur les variations de forme *accidentelles* (lobe dit portunien) et *adaptatives* (incurvation du bord antérieur) de la lacini pourront être, je crois, d'une certaine utilité pour les carcinologistes qui voudraient reprendre l'étude générale des Xanthes et *Xanthodes*; *le caractère tiré du lobe portunien ne semble pas avoir une valeur très grande pour le groupement des espèces par affinités.*

Branchies et épipodites. — Je ne donnerai ici que quelques indications sur la constitution des organes contenus dans la chambre branchiale.

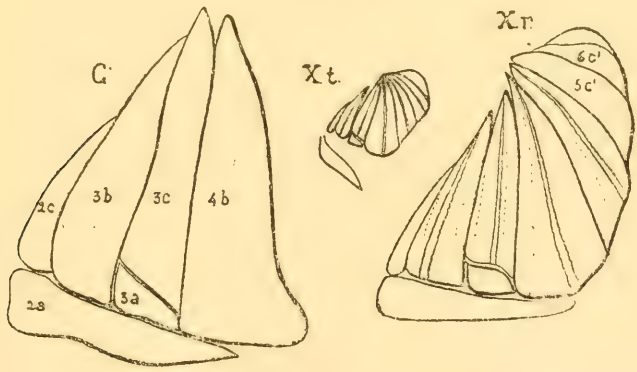


Fig. 158 à 160. — Disposition des branchies chez les Xanthes. *C*, *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. ; *X. t.*, *Xantho tuberculatus* Couch ; *X. r.*, *Xantho rivulosus* Risso.

Chez le *Cycloxanthus 16-dentatus* (fig. 158), les branchies ne laissent qu'un espace libre insignifiant à la partie postérieure, et le groupe antérieur complet ne subit pas de réductions notables ; le vaisseau interne saillant présente des tubercules à crochets, tandis que les faces externes planes sont semées çà et là d'un pointillé de petites saillies chitineuses (fig. 161). Les poils des épipodites ont une ornementation parfaitement déterminée : crochets dirigés en arrière, puis un à deux pointes, enfin des dents courtes de plus en plus petites à mesure qu'on se rapproche du sommet.

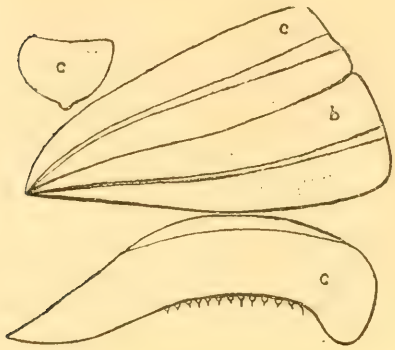


Fig. 161. — *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. Ornementation des branchies.

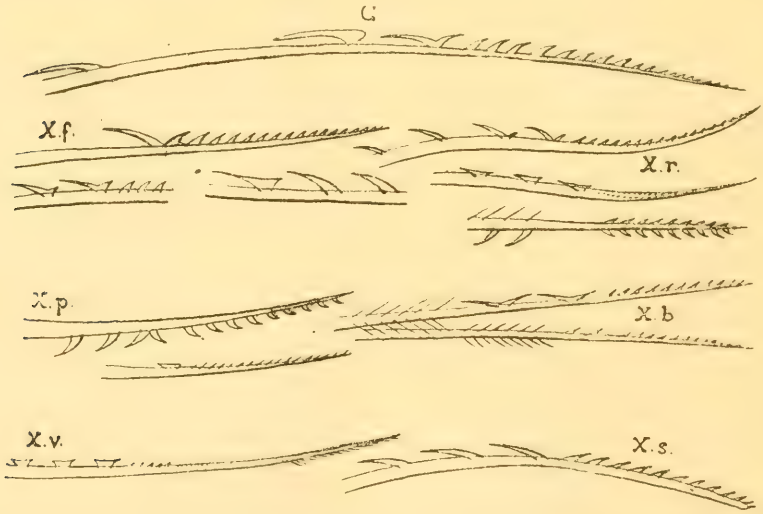


Fig. 162 à 168. — Ornementation des poils des épipodites chez les Xanthes. *C*, *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. ; *X. f.*, *Xantho floridus* Montagu ; *X. r.*, *Xantho rivulosus* Risso ; *X. p.*, *Xantho punctatus* M.-Edw. ; *X. b.*, *Xantho bidentatus* M.-Edw. ; *X. v.*, *Xantho varius* ; *X. s.*, *Xanthodius Sernberghi* Stimpson.

La disposition et l'ornementation des branchies varient peu chez les autres espèces considérées. Il n'en est pas de même de l'ornementation des poils des épipodites; chez la plupart des *Xantho* (fig. 162-68) (y compris le *Xantho tuberculatus*) et chez le *Xanthodius Sternberghi* ce sont le plus souvent des crochets disposés comme chez le *Cycloxanthus;* chez le *X. bidentatus* les crochets sont associés à des brosses de poils secondaires; ceci paraît être la règle chez les *Xanthodes*, où les crochets ont des formes et de dispositions variables.

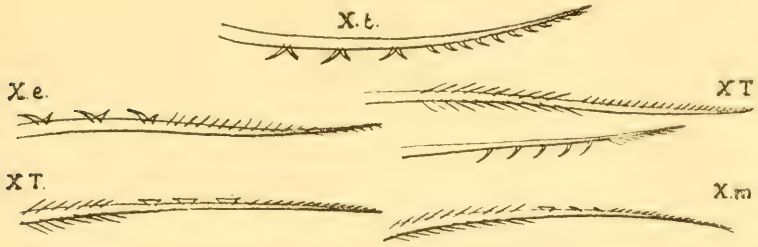


Fig. 169 à 173. — Ornementation des poils des épipodites chez les *Xanthodes*. *X. t.*, *Xantho tuberculatus* Couch; *X. e.*, *Xanthodes eriophioïdes* A. M.-Edw.; *X. T.*, *X. Taylori* Stimpson; *X. T.*, *X. Talismani* Edw. et Bouv.; *X. m.*, *X. melonodactylus* A. M.-Edw.

Enchaînement des espèces. — Chez les Xanthes on observe une multitude de variations qui rendent difficiles les coupures génériques et, vu les conditions si différentes dans lesquelles ils vivent (Crabes littoraux, Crabes des profondeurs, Crabes des îles subtropicales et tropicales), il est difficile de se rendre compte de l'enchaînement des espèces.

J'ai signalé l'existence d'une espèce à caractères assez primitifs, le *Cycloxanthus 16-dentatus*, qu'on aura, je crois, intérêt à examiner.

Je ne me suis pas fait une opinion précise au sujet de la parenté des *Xantho* et des *Xanthodes*; ces derniers présentent un singulier mélange de caractères primitifs et de caractères spécialisés; ils sont modifiés sans doute profondément par leur genre de vie, et on pourrait peut-être les considérer comme des formes pédomorphiques.

§ 2. — Les Actèes.

J'ai étudié les espèces suivantes :

1° *Actæa rugata* White (=*A. Rüppelli* Krausse) ; Vanikoro ;

2° *Actæa granulata* Audouin ; Japon, 1895, Frank ;

3° *Actæa hirsutissima* Rüppel ; Nouvelle-Calédonie, Balansa ;

4° *Actæa fossulata* Girard (A. M.-Edw. det.) ; Coutière, 1897, Djibouti ;

5° *Actæa rufopunctata* M.-Edw. (Bouv det.) ; Travailleur, 9 août 1882, Desertas, 100 à 150 mètres ;

6° *Heteractæa lunata* M.-Edw. et Lucas ; Basse-Californie, 1894, Diguet ;

7° *Hypocœlus granulatus* de Haan (= *Xantho granulatus* de Haan) ; Japon, 1895, Frank ;

8° *Phlyctenoxanthus erosus (= Actæa erosa)* (Smiths. Inst.) ; Floride, Agassiz ;

9° *Euxanthus mamillatus* M.-Edw. ; Vanikoro, 1893.

Toutes ces formes se ressemblent beaucoup entre elles et paraissent se rapprocher des Xanthes.

Fig. 174. — *Actæa rugata* White. Antennes et maxillipèdes postérieurs.

Le corps est en général moyennement élargi.

La chitinisation et la calcification se font suivant un mode tout à fait particulier : la carapace divisée en un certain nombre de territoires saillants présente, — ou bien des *granulations* (*Actæa rugata*, *Actæa rufopunctata* des profondeurs, où les granulations blanches sont disposées en monticules, *Hypocœlus granulatus*) — ou bien des *mamelons (Euxanthus mamillatus)*, — ou bien des *érosions*. C'est là le résultat de l'exagération de certaines tendances que nous avons signalées chez les Xanthes.

Les pattes postérieures assez courtes peuvent venir en général

s'appliquer sur le dessus de la carapace, dans des dépressions situées aux angles postérieurs ; chez l'*Heteractæa lunata*, ces pattes sont garnies de *poils en massue*.

Le front des Actées peut être considéré comme un front de Cycloxanthus 16-dentatus *qui se serait rabattu en avant*, de manière à recouvrir plus ou moins l'angle supéro-interne de l'article basilaire 2 des antennes, et s'y souder.

Fig. 175. — *Hypocœlus granulatus* de Haan. Antennes et maxillipèdes postérieurs.

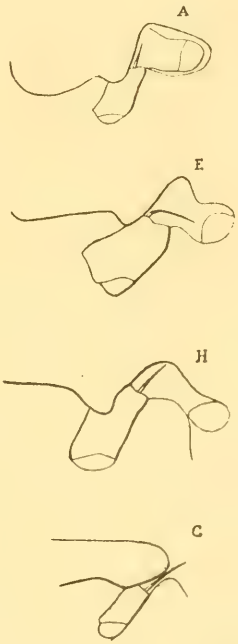


Fig. 176 à 179. — Comparaison de la disposition des antennes externes chez l'*Actæa rugata* Audouin (*A*), l'*Euxanthus mamillaris* M.-Edw. (*H*), l'*Hypocœlus granulatus* de Haan (*E*), et les *Carpilius* (*C*).

Ceci se voit très nettement en particulier chez l'*Actæa rugata* et chez l'*Euxanthus mamillaris* (fig. 176 et 178, *H*) ; chez l'*Hypocœlus granulatus* (fig. 175 et 177, *E*), le front vient s'ajuster contre le bord interne de l'article basilaire 2 de l'antenne, sans le recouvrir.

Le bord externe de cet article basilaire est soudé plus ou moins

dans toute sa hauteur à la paroi orbitaire inférieure ; il en résulte que l'orbite est close ; on y voit, au-dessus d'un gros pédoncule oculaire, les articles antennaires, 3 et 4, et le fouet peu développés.

Les antennules sont toujours obliques.

Le bord antérieur des méropodites des maxillipèdes postérieurs est parfois entaillé de manière à constituer une ébauche d'orifice respiratoire externe (*Phlyctenoxanthus erosus*, fig. 180).

Fig. 180. — *Phlyctenoxanthus erosus*. Méropodites des maxillipèdes postérieurs.

Les lacini offrent souvent la même position et la même forme que chez les *Cycloxanthus* et les Xanthes primitifs. (*Actæa rugata*,... *Euxanthus mamillatus*, qui montre un pseudolobe portunien au sommet, etc.).

Les branchies n'offrent rien de particulier ; les poils des épipodites ont des ornements variés ; l'ornementation du *Cycloxanthus* se trouve parfois chez l'*Actæa rugata*, toujours chez l'*Euxanthus mamillatus ;* chez certains *Actæa*, on observe des brosses et des crochets de formes variées.

Fig. 181. — *Actæa rugata* Audouin. Maxillipède antérieur gauche.

De l'étude que j'ai faite, il résulte que toutes ces espèces sont très voisines les unes des autres, et que certaines d'entre elles, comme l'*Actæa rugata*, à carapace granuleuse, et l'*Euxanthus mamillatus*, à carapace bosselée, offrent de grandes analogies

Fig. 182. — *Actæa rugata* Audouin. Poils des épipodites.

avec les *Cycloxanthus ;* la différence essentielle résulte du rabattement d'un front étroit, avançant, bilobé, sur les antennes.

Par l'*Euxanthus mamillaris*, il semble, de plus, qu'on puisse passer au *Lophactæa granulata*, qui possède plutôt un front de Xanthe qu'un front d'Actée, et de là aux Zozymes.

Je n'étudierai pas plus ces dernières espèces que l'*Atergatis floridus* RUMPHIUS, qui offre avec elles de grandes analogies.

Je passerai immédiatement à la discussion des affinités du curieux genre *Carpilius*.

§ 3. LE GENRE *Carpilius* LEACH.

Parmi les Xanthidés, les *Carpilius* ont un aspect tout à fait à part, et on peut s'étonner qu'on les ait prises pour type d'un groupe qui ne renferme que des formes absolument différentes d'elles.

On rapproche fréquemment les Carpilies des *Atergatis*, qui eux aussi ont la caparace lisse, et des *Actæa*. Pendant longtemps les Carpilies et les *Atergatis* faisaient partie du genre *Cancer* tel que l'avait défini LINNÉ, et c'est une habitude assez fréquente que l'on a de maintenir les groupements imparfaits dûs aux connaissances si incomplètes des premiers naturalistes.

Déjà MILNE-EDWARDS avait montré que la disposition de la région antennaire est différente chez les Carpilies et les *Atergatis* ; ORTMANN n'a fait que reprendre cette remarque lorsqu'il établit sa classification des XANTHINI, et le groupement :

Carpilius, Euxanthus, Carpilodes, Hypocœlus (+ *Phymodius, Chlorodius*).

J'ai examiné deux espèces du genre *Carpilius* : 1° des échantillons de tailles très diverses du *C. maculatus* L., un échantillon du *C. convexus* FORSKAL.

Je vais insister sur les nombreux caractères qui mettent les *Carpilius* à part des autres Xanthidés, et je discuterai ensuite les groupements classiques.

Forme générale du corps. — La forme du corps est très remarquable ; elle est *globuleuse*, ou tout au moins subglobuleuse ; le petit échantillon de *C. convexus* que j'ai examiné était globoïde, et, ses pattes étant repliées sous la carapace, on pouvait le faire rouler dans la cuvette à dissection comme un caillou.

La face dorsale de la carapace est *fortement bombée dans les deux sens* et ne présente qu'un *faible élargissement transversal.*

Valeurs de $i = \frac{H}{L}$ pour les Carpilies en un certain nombre de Crabes qu'on a l'habitude de grouper autour d'elles.

Carpilius convexus	1,320	Actæa rugata	1,33
C. maculatus	1,317	Actæa rufopunctata	1,55
		Actæa fossulata	1,64
		Hypocœlus granulatus	1,37
		Atergatis floridus	1,42
		Carpilodes tristis	1,71

Chez les *Carpilius* l'élargissement porte surtout sur la zone postéro-médiane de la carapace : à la limite des bords antéro-latéraux et des bords postéro-latéraux, il y a un tubercule *p* ; la ligne qui réunit les deux tubercules symétriques correspond à la largeur maxima et passe au milieu de la région cardiaque.

Malgré cela le bord postérieur de la carapace est très étroit ; le sternum a de même une faible largeur.

Ornementation de la carapace. — La carapace est très fragile.

L'ornementation est réduite à sa plus simple expression.

Le dessus de la carapace est *lisse*, *non sillonné*, *non bosselé*, *absolument glabre.*

Le bord antéro-latéral, épais, non marginé, ne présente ni dents, ni incisures ; en arrière il se termine par une sorte de tubercule mousse.

Les *branchiostégistes* sont *glabres* dans toute leur étendue (y compris le bord) et présentent une *ligne latérale extrêmement nette*, mais *sans ornements*, se prolongeant nettement jusqu'au bord postérieur de la carapace.

Les pinces ne présentent pas d'ornements non plus.

Or, chez les *Atergatis*, qui ont la carapace lisse, il y a des restes d'une ornementation disparue en grande partie.

La carapace est jaunâtre, tachée de rouge ; chez le *C. maculatus*, la disposition des taches est parfaitement régulière ; les doigts des pinces ne sont pas colorés en noir (différence avec la plupart des Xanthidés).

Locomotion. — Les pattes sont particulièrement *longues, cylindriques, grêles.*

(C'est là une particularité qui semble éloigner les Carpilies des Xanthes, des Actées, des *Carpilodes*, des *Atergatis*).

Disposition antennaire.—La disposition des antennes est assez particulière et a attiré déjà depuis longtemps l'attention des zoologistes (base de la classification de Ortmann).

Elle est commandée par la disposition du *front.* Celui-ci, large, épais, *trilobé*, est *rabattu en avant ;* il *atteint* ainsi *presque l'angle orbitaire inféro-interne, ne laissant entre lui et l'orbite qu'un étroit hiatus.*

(Chez les *Eriphia*, il se produit quelque chose d'analogue, et le front se soude même à la paroi orbitaire inférieure sur une certaine longueur).

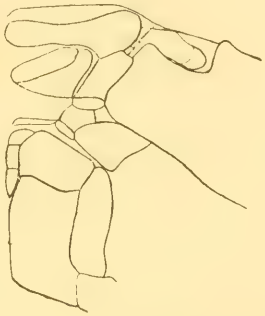


Fig. 183. — *Carpilius maculatus* L. Antennes et maxillipèdes postérieurs.

L'article basilaire 2 des antennes est bien développé ; il a une direction oblique, et, comme le front tend à se rabattre sur lui, il ne repose pas sur une apophyse frontale comme cela a lieu chez les Xanthes, mais, au contraire, il est « *enchâssé* », comme l'a bien montré A. M.-Edwards, entre le rebord sous-frontal et le bord interne de la région ptérygostomienne. Il est long par rapport à sa largeur, mais il est plus court que l'avancée pérygostomienne. L'étroit hiatus compris entre le front et la partie supérieure de celui-ci est occupé par les *articles suivants peu développés* ; le *fouet* est *très court.*

(Chez les *Carpilodes*, l'article 2, oblique aussi, bien développé, repose sur une apophyse frontale ; il est presque aussi long que le bord libre ptérygostomien ; aussi l'orbite est-elle également presque fermée, mais c'est alors par l'article 2, tandis que la fermeture de l'orbite a lieu chez les Carpilies par suite du rapprochement du front et de la paroi orbitaire inférieure).

Respiration. — L'appareil respiratoire des Carpilies présente des faits intéressants.

La fente d'entrée de l'eau n'est pas garnie de poils, et le bord du branchiostégite qui la limite est fortement entamé par l'article basilaire, saillant, des pinces.

La disposition des appendices buccaux n'offre rien de bien particulier ; tous ces appendices ont tendance à s'enchâsser dans des cavités : les pattes-mâchoires externes en particulier deviennent operculiformes.

L'épistome est une aire plane assez bien développée ; la crête endostomiale le surplombe un peu.

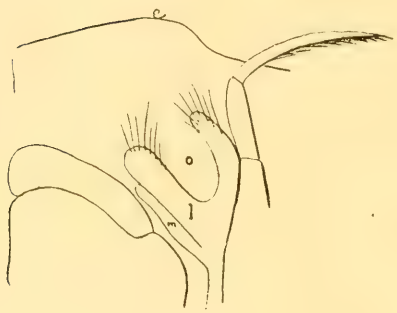


Fig. 184. — *Carpilius maculatus* L. Orifice prélabial, *o* ; *l*, lacini ; *m*, languette mandibulaire ; *e*, endostome.

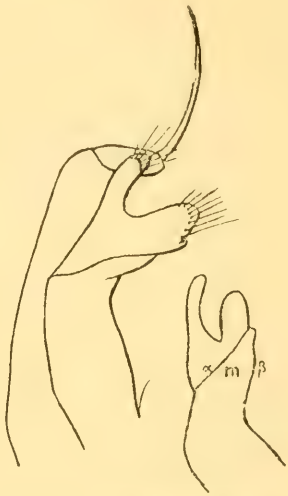


Fig. 185. — *Carpilius maculatus* L. Lacini des maxillipèdes antérieurs. *m*, face mandibulaire ; α et β, ses deux bords.

En soulevant les pattes-mâchoires, on se trouve en présence d'une *disposition des plus caractéristiques* du genre, qui est due à une FORME TOUTE SPÉCIALE DES LACINI DES PATTES-MACHOIRES INTERNES. *Le bord antérieur de la lacini présente une échancrure circulaire profonde*, qui constitue, à une certaine distance de la ligne médiane, un ORIFICE RESPIRATOIRE. L'espace préabial spacieux ne présente d'ailleurs aucune crête, aucune saillie. Je vais donner une *description détaillée de cette lacini*. Partons de la forme

trétraédrique (Voir plus haut, p. 283). Les deux faces supérieure et inférieure déterminent un plan horizontal, qui aboutit en dedans a une face interne *m*, courte, large, débordant suivant les deux lignes α et β. L'échancrure a lieu aux dépens du bord antérieur de la lame horizontale ; elle est comprise entre deux lobes garnis à leurs extrémités, surtout du côté de l'échancrure, de longs poils filtrants. Le bord α a dessiné un pseudo-lobe portunien.

Quand on pénètre dans la chambre branchiale, on est frappé du grand développement, tant en longueur qu'en largeur des branchies 3 ; *3c* et *3b* atteignent sensiblement le même niveau que *4* ; et *3a*, relativement bien développée, est enchassée à la base de *3c*, les branchies 2, au contraire, sont faiblement développées ; *2c* est étroite et n'est guère plus longue que la moitié de *3b* ; *2a* n'atteint même pas la partie postérieure de *3a*.

Les branchies formées de lamelles molles pressées les unes contre les autres n'offrent rien de particulier au point de vue de l'ornementation. Les poils des épipodites sont garnis de brosses et de scies à dents hautes et fines.

Résumé. — Les *Carpilius* ont une physionomie tout à fait particulière :

1° Un corps globuleux porté par de longues pattes cylindriques et grêles ; des pinces grosses et inégales ;

2° Une carapace mince, fragile, lisse, sans ornements chitineux (= pinces), tachée de rouge ;

3° Des sutures nettement marquées, — dans la région antennaire où les appendices sont plus ou moins enchâssés, et au niveau de l'abdomen (chez le mâle, il y a 6 segments parfaitement distincts) ;

4° *Un front trilobé, rabattu, de façon à rejoindre presque les parois orbitaires inférieures et à clore ainsi les orbites* ; des antennes enchâssées, à disposition spéciale ;

5° Un ORIFICE RESPIRATOIRE ANTÉRIEUR de constitution particulière *(forme caractéristique des lacini des pattes-mâchoires internes)* ;

6° Des branchies 3 bien développées aux dépens des branchies 2 ;

7° Des branchies faiblement chitinisées ; des poils en brosse sur les épipodites.

Par la plupart de ces caractères, les *Carpilius* diffèrent des espèces que nous avons étudiées jusqu'ici parmi les Xanthidés, et par suite de celles que leur associe ORTMANN.

En effet les Xanthes, les Actées et autres formes voisines ont :

1° Une carapace aplatie et élargie dans toute la zone médiane (la ligne joignant les dents postérieures droite et gauche passe en avant de la région cardiaque) ; des pattes assez courtes et aplaties pouvant glisser les unes sur les autres et sur l'arrière de la carapace ;

2° De la chitine épaisse ; une carapace divisée par des sillons en territoires très nets, présentant sur les bords des incisures ; une teinte jaune foncée uniforme (les doigts des pinces se détachant en noir) ;

3° Des sutures plus ou moins effacées ;

4° Un front, plus ou moins avançant, plus ou moins déclive, et présentant une incisure médiane fort nette ; sur deux plis latéraux viennent reposer les articles 2 des antennes ;

5° Des lacini, avançantes, s'allongeant plus ou moins vers la ligne médiane, à bord antérieur droit ou légèrement incurvé *(Xanthodes)* ;

6° Des branchies 3 moyennement développées ;

7° Des poils épipodiaux à crochets puissants.

Après avoir comparé les *Carpilius* avec les autres « Xanthidés de l'Agèle des Carpilides », il m'a fallu placer le genre *Carpilius* à part de tous les autres, et le rapprocher plutôt de formes telles que les *Menippe*, les *Paragalene*, les *Eriphia*.

Les *Paragalene* (Voir plus loin) ont en effet un certain nombre de caractères des *Carpilius* : pattes longues, lacini incurvée, branchies 3 développées, poils des épipodites, etc.

Chez les *Eriphia*, le front se rabat et vient se souder à la paroi orbitaire inférieure ; des orifices respiratoires antérieurs se constituent.

Mais ce sont là des ressemblances lointaines ; nous allons examiner encore quelques Crabes qui paraissent isolés, et qui se rapprochent peut-être davantage des Carpilies.

§ 4. — *Pseudozius Bouvieri.* — *Epixanthus frontalis.* — *Eurytium limosum.*

Ce sont le *Pseudozius Bouvieri* A. M.-Edw., l'*Epixanthus frontalis* M.-Edw, l'*Eurytium limosum* Say. Ils présentent entre eux de vagues ressemblances, et leur place dans la classification varie avec les auteurs, qui les ont disséminés çà et là.

Pseudozius Bouvieri A. M.-Edw. — De ces trois Crabes, le *Pseudozius Bouvieri* est *le moins différencié.*

J'ai examiné trois échantillons, deux de petite taille provenant des îles Açores, un de grande taille recueilli par le Talisman dans les îles du Cap Vert. Je n'insisterai pas sur leur description, vu que ces échantillons ont précisément servi à Milne-Edwards pour établir l'espèce (1).

La carapace est lisse, brun-orange, légèrement bombée d'arrière en avant, assez élargie ($i = 1, 5$; zone médiane).

Les pattes postérieures sont assez longues, subcylindriques. Les pinces sont noires. Les bords antéro-latéraux présentent des indications de dents à la partie postérieure.

Le front, *rectiligne*, muni d'une suture médiane, *large*, forme une légère avancée, une *sorte d'auvent* qui abrite les *antennules très inclinées* et les antennes.

L'*article 2* de celles-ci *reste indépendant du front* ; court et légèrement incliné vers le dehors, il est compris entre l'article basilaire des antennules et le bord ptérygostomien ; il est dépassé à l'avant par l'un et par l'autre ; l'*orbite* est *assez largement ouverte,* et dans la fente orbitaire interne, les articles 3 et 4 sont moyennement développés et mobiles.

Les *méropodites* des pattes-mâchoires externes, *larges, ne dépassent pas l'endostome* : leur bord antérieur en est un peu écarté, les carpopodites reposant sur la partie médiane de l'espace prélabial.

(1) On trouvera dans les *Crustacés Décapodes du Travailleur et du Talisman* (C, 00), la description de cette espèce, p. 52, et des figures (Pl. XV, 11 à 14) représentant les principaux appendices buccaux, en particulier la lacini fortement échancrée et qui ressemble beaucoup à celles des Carpilies ; d'où l'absence de figures dans ce travail.

L'eau sort en effet par les côtés, comme l'indiquent la situation et la forme des lacini des pattes-mâchoires internes ; ces lacini sont situées en dehors d'une ébauche de crête antéro-postérieure, s'avancent assez avant, et présentent une forte échancrure : ainsi se trouve constituée une sorte d'*orifice respiratoire* ; cette disposition rappelle un peu ce que j'ai décrit chez les Carpilies ; il y a également un pseudo-lobe portunien rudimentaire.

Les branchies sont moyennement inclinées ; *6 c'* est assez courte et n'atteint pas la pointe épimérale ; les branchies 3 sont bien développées ; *3 b* est effilée à son extrémité ; les branchies 2 sont peu développées (*2 a* en particulier).

Les branchies sont plutôt faiblement chitinisées ; leur ornementation est peu accentuée, les poils épipodiaux ont une brosse subterminale et un peigne terminal.

En résumé, l'un des traits les plus caractéristiques du *Pseudozius Bouvieri* est la constitution de l'orifice respiratoire ; les caractères de faible spécialisation sont indiqués par l'indépendance des antennes d'avec le front, par la formule branchiale et l'ornementation des lamelles et des poils.

Epixanthus frontalis M.-Edw. — L'*Epixanthus frontalis*, d'après ce que j'ai pu voir sur un exemplaire déterminé par M. Bouvier et provenant de Poulo-Condor, est un Crabe ayant subi une spécialisation assez marquée, un peu dans le sens des Xanthes.

La carapace, fragile, *lisse*, brillante, très finement granuleuse en avant, ne présente pas de territoires saillants comme chez les Xanthes ; une légère dépression médiane s'étend d'avant en arrière sur la région gastrique.

La carapace montre des *ponctuations rouges sur un fond jaunâtre*.

Régulièrement bombée d'avant en arrière, elle est élargie moyennement ($i = 1,53$).

Les pattes postérieures sont relativement beaucoup plus longues que chez les Xanthes ; les méropodites sont subcylindriques au lieu d'être plats.

Les pinces, assez inégales, ont les doigts faiblement colorés, munis de tubercules irréguliers ; les mains sont renflées et sans ornements : elles sont donc bien différentes de celles des Xanthes.

Le bord antéro-latéral de la carapace offre des *incisures*.

Le front, relativement plus large que chez les Xanthes, est rectiligne et avance peu ; les *antennules* sont *transversales* (elles sont obliques chez les Xanthes) ; les articles 2 des antennes, obliques, sont notablement dépassés par une saillie ptérygostomienne, mais dépassent les articles basilaires des antennules, pour venir s'appuyer, un peu comme chez les Xanthes, sur une saillie frontale inférieure ; l'orbite est largement ouverte.

Fig. 186. — *Epixanthus frontalis* M.-Edw. Antennes et maxillipèdes postérieurs ; orifice prostomien.

Fig. 187. — *Epixanthus frontalis* M.-Edw. Lacini du maxillipède antérieur g., et sa position.

Les *méropodites* des pattes-mâchoires sont *larges*, *non avançants* ; leur bord antérieur présente une *petite échancrure* qui indique à l'extérieur l'*orifice respiratoire*. Celui-ci rappelle beaucoup celui des *Pseudozius* : les lacini sont situées au dehors de crêtes antéro-postérieures bien marquées ; le bord antérieur assez irrégulier est incurvé (Voir fig. 187); il y a une ébauche de lobe portunien.

Les branchies 3 sont relativement moins développées que chez les *Pseudozius* ; c'est l'inverse pour les branchies 2.

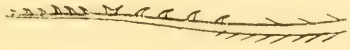


Fig. 188. — *Epixanthus frontalis* M.-Edw. Extrémité des poils des épipodites.

Les poils des épipodites présentent une brosse peu fournie, quelques crochets, puis un peigne à dents lamelleuses.

En résumé, l'*Epixanthus frontalis* a les *orifices respiratoires des* Pseudozius ; il est *plus spécialisé* : l'article 2 des antennes prend contact avec le front un peu comme chez les Xanthes, et les branchies antérieures (3) subissent une légère réduction, également comme chez les Xanthes ; mais ceci n'implique pas une ressemblance familiale, car les soudures des antennes et les réductions branchiales se font dans tous les groupes, et à plus forte raison, somme toute, dans deux groupes assez voisins. Par l'ensemble des autres caractères (forme, chitinisation, ornements, pattes, orifices respiratoires, etc.), les *Epixanthus* se rapprochent beaucoup plus des *Pseudozius* que des Xanthes.

Eurytium limosum Say. — L'*Eurytium limosum* se spécialise un peu dans le sens Telpheuse.

J'ai étudié un échantillon déterminé par A. Milne-Edwards, et provenant de Rio de Janeiro.

La carapace est lisse, violacée (dans l'alcool), finement granuleuse et glabre, sauf en arrière et en dessous ; à part une légère dépression gastrique antéro-postérieure, elle est régulièrement bombée, la courbure étant plus forte du côté du front que du côté de l'arrière ; elle est moyennement élargie ($i = 1, 55$), au maximum dans la zone médio-antérieure.

Fig. 189. — *Eurytium limosum* Say. Antennes et maxillipèdes postérieurs.

Les pattes postérieures sont assez longues, subcylindriques ; les pinces sont inégales et ont des doigts non colorés.

Les bords antéro-latéraux, assez courts, ne présentent que quatre dents ; le bord postérieur est assez large.

Le front est large, rectiligne ; les *antennules* sont *absolument transversales* ; l'article basilaire 2 des antennes, court et très large, n'atteint pas le front ; le bord orbitaire inférieur n'est pas plus élevé que lui, et les articles 3 et 4, ainsi que le pédoncule oculaire, sont bien à découvert par la face ventrale.

L'épistome est bien développé et se soulève du côté de l'endostome en une lame, qui envoie en avant une sorte d'éperon sur la ligne médiane et qui s'incurve au niveau de chaque *orifice respiratoire*.

Les *méropodites* des pattes-mâchoires externes sont plutôt en retrait sur l'endostome, et présentent même une *encoche* au niveau de l'orifice respiratoire. La lacini a une faible largeur et s'arrête à une crête de l'espace prélabial ; son bord antérieur est légèrement incurvé, (pas d'ébauche de lobe portunien).

Fig. 190. — *Eurytium limosum* Say. Maxillipède antérieur g.

Les branchies antérieures sont en retrait les unes sur les autres. Les poils nettoyeurs possèdent une brosse assez bien fournie, quelques crochets peu saillants, un peigne terminal (intermédiaire entre *Pseudoxius* et *Epixanthus*).

Le trait le plus saillant est ici encore la *constitution d'un orifice respiratoire, à laquelle prennent part* : 1° *l'endostome* ; 2° *le bord antérieur des méropodites* ; 3° *une crête antéro-postérieure* ; 4° *la lacini incurvée*.

Il serait intéressant de comparer ce genre avec le genre *Eurycarcinus*, moins différencié semble-t-il.

Les analogies entre les trois genres étudiés peuvent se résumer de la façon suivante.

	Pseudozius Bouvieri	*Epixanthus frontalis*	*Eurytium limosum*
Carapace	Carapace lisse légèrement bombée d'avant en arrière		
			El. plutôt antérieur
	i = 1,50	i = 1,53	i = 1,55
Pattes	Pattes postérieures assez longues, subcylindriques		
Bord. ant. lat. carapace	Dents a. l. peu prononcées		
	2 post.	5	4
Front	Front rectiligne, large, avec suture médiane un peu avançant		
Antennules	Obliques	Subtransversales	
Art. 2 antennes	*Indépendant du front*	*S'appuyant au front*	N'atteignant pas le front
Orbite	Orbite ouverte		
ORIFICE RESPIRATOIRE prélabial	*Différencié*		
	Bord méropodite soulevé	B. méro. échancré	B. méro. avec encoche
	Lacini découpée	Lacini échancrée	Lacini incurvée
	Crête antéro postérieure		
Branchies	Br. ant. bien développées	Br. 3 en retrait	Br. 3 en retrait
Poils nettoyeurs	BROSSE + peigne	Brosse + CROCHETS + peigne lamelleux	*Brosse* + crochets + peigne.

§ 5. — VARIABILITÉ DES PANOPÉES.

Les Panopées sont, comme les Crabes précédents, *fort peu spécialisées*, et, comme elles présentent une EXTRÊME VARIABILITÉ DE CARACTÈRES, leur étude est précieuse pour la recherche de l'origine et de la parenté des Xanthidés.

Ce sont des Crabes de petite taille, qui vivent sur les côtes d'Amérique; malgré les formes nombreuses qu'elles présentent, elles ont été groupées dans un seul genre, le *G. Panopeus*.

J'ai pu étudier 11 espèces sur des échantillons conservés dans l'alcool et provenant des collections du Muséum; ce sont:

1° *Pan. angustifrons* B. et RATHB. (Auct. det.); Lond Island Sound, 1890;

2° *Pan. texanus* ; Texas ;

3° *Pan. depressus*, S. J. Smith (type) ; Eymont Key ;

4° *Pan. Harrisii* (Mus. de Cambridge) ;

5° *Pan. Sayi* S. J. Smith (type) ; New Haven ;

6° *Pan. purpureus* Lockington (type) ; Californie ;

7° *Pan. affinis*, Str. Kingsley (Rathbun det.) ; Basse-Californie ;

8° *Pan. peruvianus* A.M.-Edw. (Auct. det.); San Lorenzo (Pérou);

9° *Pan. Harttii* S. J. Smith (Auct. det.) ; Panama ;

10° *Pan. planus* S. J. Smith (Auct. det.) ; Panama ;

11° *Pan. ovatus* B. et Rathbun ; Guaymas (Mexique).

Et de plus *Eurypanopeus planissimus* Stimpson ; Basse Californie, Diguet.

Les variations portent sur :

a) La forme de la carapace ;

b) L'ornementation de la carapace ;

c) La forme du front et la disposition des antennes ;

d) La forme de la lacini et sa position (constitution d'un orifice respiratoire) ;

e) Le développement des branchies antérieures ;

f) L'ornementation des poils nettoyeurs des branchies.

a) Variations de forme de la carapace. *Elargissement variable.* — Voici les diverses valeurs du rapport de la longueur à la largeur maxima de la carapace, $i = \frac{H}{L}$.

$i < 1,5$		$i = 1,5$		$i > 1,5$	
P. Sayi	1,23 *te*	P. angustifrons.....	*l*	P. texanus.....	*m*
P. Harrisii...	1,37 *e*	P. purpureus.....	*e*	P. planus.....	1,73 *l*
		P. peruvianus	*me*	P. depressus.....	*l*
		P. affinis.....	*m*		
		P. Harttii	*m*		
				+ Euryp. planissimus	
		P. ovatus	*m*		

La largeur maxima est atteinte immédiatement en avant de la zone médiane (= *Eurytium limosum*).

On constate chez un certain nombre d'espèces une tendance à l'élargissement du bord postérieur

e = bord étroit m = bord moyen l = bord large

La carapace tend à prendre une *forme quadrangulaire.*

On peut remarquer de plus qu'il y a un certain parallélisme entre l'élargissement du bord postérieur et l'élargissement subantérieure de la carapace; si le *P. angustifrons* semble faire exception, c'est que, vu l'avancée du front, l'indice i a une valeur apparente inférieure à la valeur réelle.

b) Variations de l'ornementation de la carapace.— La carapace a des aspects extrêmement divers. Dans bien des cas, elle est lisse, avec quelques rides, et presque glabre (*P. Sayi*, *P. planus*, *P. depressus*, etc.); chez le *P. Harrisii*, ces rides deviennent des lignes transversales saillantes. Chez le *P. purpureus*, la carapace, légèrement bosselée, est luisante, granuleuse, verdâtre; les pinces sont ponctuées de rouge; chez le *P. peruvianus*, sauf la teinte, l'aspect est à peu près le même. Ailleurs l'aspect se modifie complètement : le *P. affinis* a une carapace subquadrangulaire, rougeâtre, couverte de poils en arrière ainsi que les pattes (un peu l'aspect d'un *Pilumnus*), tandis que *P. Harttii* a une carapace accidentée, granuleuse, et des pinces noires.

En général le bord antéro-latéral présente 4 dents ou saillies, la plus antérieure variant beaucoup de forme.

c) Variations de la forme du front et de la disposition des antennes.

Dans tous les cas *les articles 2 des antennes restent indépendants du front* : c'est là un *caractère de très faible spécialisation* ; toutefois ils se soudent souvent avec l'avancée ptérygostomienne (paroi orbitaire inférieure).

Ceci se voit nettement chez le *P. peruvianus* (fig. 192) : le front constitue une sorte d'auvent, au-dessus des *antennules obliques* et sans fossettes distinctes, et des antennes, dont les divers articles se détachent les uns des autres très nettement ; l'article 2 mobilisable

est soudé avec une partie du rebord de l'avancée ptérygostomienne, et est absolument indépendant du front, quoique reposant sur une sorte de repli de sa face inférieure.

Fig. 191 Fig. 192

Fig. 191-192. — *Panopeus angustifrons* B. et R. et *peruvianus* A. M.-Edw. Disposition des antennes ; front ; maxillipèdes postérieurs.

Certaines des particularités observées chez le *P. peruvianus* s'accentuent chez d'autres espèces, en particulier chez le *P. angustifrons* (fig. 191) : le front tout en restant bilobé et étroit s'avance beaucoup (un peu à la façon du front du *Cycloxanthus*) et le repli sur lequel les articles antennaires 2 reposent se précise.

Chez d'autres espèces, *P. purpureus*, *P. Sayi*, *P. Harrisii*, au contraire, le front avance moins que chez le *P. peruvianus* Chez le *P. Harrisii*, en particulier, il est fort peu avançant et étroit ; sur un échantillon de *P. purpureus*, j'ai observé un fait assez curieux (rappelant celui que j'ai signalé chez un *Cycloxanthus 16-dentatus*) : les deux lobes offraient une asymétrie assez nette, l'un d'eux était plus avançant que l'autre.

Ceci indique combien le front est plastique chez ces Crabes, et *rien ne prouve que l'avancée frontale soit un caractère primitif chez eux.*

Chez ceux qui paraissent le moins spécialisés : *P. Harrisii*, *P. Sayi*, *P. purpureus*, le front est peu avançant; chez des Panopées assez peu spécialisées également, mais à carapace plus large: *P. peruvianus*, *P. texanus*, et *P. angustifrons*, il s'hypertrophie pas mal dans le sens antéro-postérieur; enfin chez des formes beaucoup plus spécialisées, comme le *P. affinis* (qui rappelle les *Pilumnus*) et le *P. Harttii*, le front reste bas, s'élargit, et les articles 2 des antennes semblent s'ankyloser.

d) Variations relatives à la lacini.

Si l'avancée frontale ne semble pas un caractère primitif chez les Panopées, les pattes-mâchoires externes de ces Crabes n'avancent jamais au-devant de l'épistome : le bord antérieur des méropodites est même plutôt en retrait de l'endostome.

Ainsi les Panopées ne semblent se rattacher à aucun titre aux formes corystidiennes, c'est-à-dire à chambre prostomiale.

En revanche *les lacini des pattes-mâchoires internes se modifient déjà de façon à ébaucher des orifices respiratoires prélabiaux.*

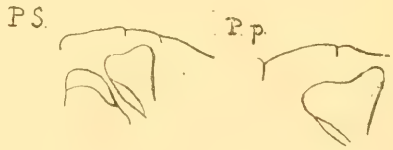


Fig. 193-194. — Disposition de la lacini chez les Panopées. *P. S.*, *P. Sayi* S.-J. Smith ; *P. p.*, *P. peruvianus* A. M.-Edw.

Chez toutes les espèces les lacini avancent beaucoup dans l'espace prélabial, présentent une face interne qui se termine assez en arrière en une sorte de lobe portunien, et un bord *antérieur court, plus ou moins soulevé et incurvé*, et garni *de poils nombreux* (surtout chez le *P. texanus*).

e) Variations relatives aux branchies et aux poils nettoyeurs. — *Les branchies antérieures subissent une réduction*

notable, les branchies 3 en particulier ; *3 a* très réduite est intercalée entre *3 b* et *3 c* :

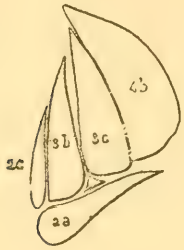


Fig. 195. — *Panopeus augustifrons* B. et R. Disposition des branchies antérieures.

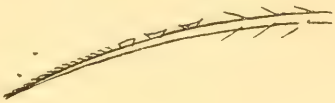


Fig. 196. — *Panopeus augustifrons* B. et R. Extrémité des poils des épipodites.

Les poils épipodiaux (fig. 196) présente une brosse subterminale, puis des crochets à double pointe, et enfin un peigne à dents fines.

Résumé. — En résumé, les Panopées sont des Crabes qui ont *conservé* ou *retrouvé* des caractères assez primitifs ; j'ajoute « *retrouvé* » car j'ai montré plus haut (p. 238) que chez les Portunes il suffit que la chitinisation devienne pour une cause ou une autre anormale pour que les diverses tendances ancestrales se manifestent à nouveau.

Quoi qu'il en soit, les Panopées sont susceptibles de fournir des renseignements sur l'origine des Xanthidés, et la parenté des divers groupes.

L'avancée du front serait un caractère acquis secondairement ; quant à une chambre prostomiale on n'en trouve aucune trace.

Les Panopées seraient des formes assez voisines des trois espèces que j'ai décrites dans le paragraphe précédent, et en particulier de l'*Eurytium limosum*.

1° La carapace est en général lisse, comme chez le *Pseudozius*, l'*Epixanthus*, l'*Eurytium ;* l'élargissement moyen est de 1,5, indice du *Pseudozius* ;

2° Les pattes postérieures sont relativement longues et subcylindriques, comme chez les trois espèces mentionnées plus haut ;

3° Le bord antéro-latéral de la carapace présente 4 dents ou avancées, comme chez l'*Eurytium limosum* ;

4° Les antennules sont obliques, comme chez le *Pseudozius Bouvieri*, ou subtranversales comme dans les deux autres formes voisines ;

5° Les antennes sont indépendantes du front, comme chez le *Pseudozius* et l'*Eurytium*, ou bien viennent s'appuyer contre celui-ci, comme chez l'*Epixanthus frontalis* ; le front, de forme excessivement variable, s'élargit souvent en devenant rectiligne comme cela a lieu chez ces trois espèces ;

6° Il y a une ébauche d'orifice respiratoire dans l'espace prélabial, due à l'incurvation du bord de la lacini, comme chez l'*Eurytium* ;

7° Les branchies 3 subissent une réduction, un peu plus accentuée que celle présentée par l'*Eurytium limosum* ;

8° Enfin les poils des épipodites ont la même ornementation que chez l'*Eurytium*.

L'*Epixanthus frontalis* diffère du *Pseudozius Bouvieri* par une différenciation plus grande, marquée par le contact des antennes avec le front qui s'effectue un peu comme chez les Xanthes, par la réduction des branchies antérieures, et la différenciation des crochets sur les poils nettoyeurs.

L'*Eurytium limosum* diffère du *Pseudozius Bouvieri* surtout par la forme de la carapace, élargie dans la région médio-antérieure ; de plus, si l'orifice respiratoire prélabial est moins différencié, les branchies antérieures subissent déjà une réduction assez considérable.

C'est également par ces trois caractères que les Panopées diffèrent du *Pseudozius Bouvieri*.

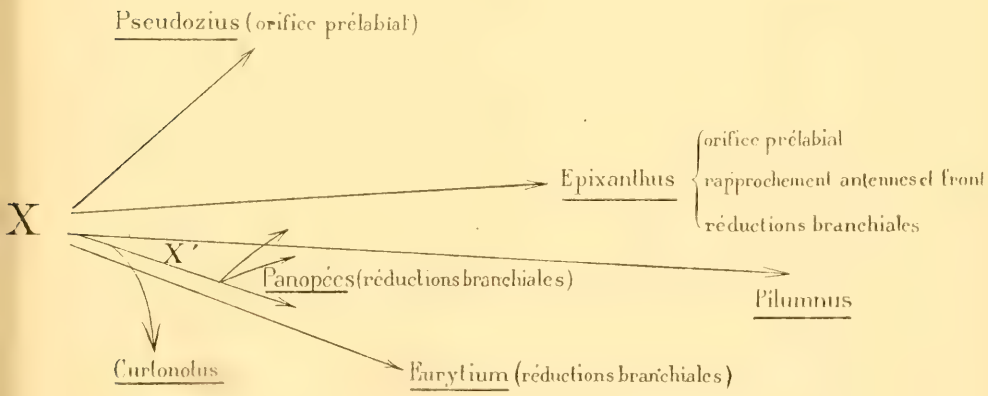
Il semble que l'on puisse admettre une étroite parenté entre toutes ces espèces (Voir p. 300) ; elles auraient eu un ancêtre commun X, caractérisé : 1° par un front bilobé peu avançant, sous lequel se replient *obliquement* les antennules, et éloigné des antennes, assez développées et mobiles dans les articles basilaires (2, 3, 4) ; 2° par des pattes-mâchoires externes non avançantes ; 3° par des lacini courtes, latérales, avançantes, à bord antérieur légèrement incurvé, et présentant une facette interne (pseudo-lobe portunien), et aussi 4° par la forme de la carapace, peu élargie, à bord postérieur court,

et l'absence d'ornements chitineux ; 5° par des pattes antérieures longues subcylindriques.

Une première voie de différenciation aurait été suivie par les ancêtres du *Pseudozius Bouvieri* : la lacini des pattes-mâchoires internes se serait découpée pour constituer un *orifice respiratoire prélabial.*

D'autres formes auraient subi un élargissement de la carapace antérieur et postérieur à la fois, et pris ainsi *une forme vaguement quadrangulaire* ; en même temps les *branchies antérieures* auraient subi une *réduction de volume notable* ; ce seraient les ancêtres X′ de l'*Eurytium limosum*, qui se comportaient sans doute comme le font encore actuellement les Panopées des côtes d'Amérique.

Dans une troisième série, la différenciation aurait été poussée plus loin ; outre l'orifice respiratoire des *Pseudozius*, et la réduction branchiale antérieure des *Eurytium*, il y aurait un acheminement vers la soudure des antennes avec le front *(Epixanthus frontalis).*



La longueur de chaque flèche représente le degré approximatif de différenciation.

Les *Panopées*, très peu différenciées, ont conservé ou retrouvé la plasticité des ancêtres ; chez certaines espèces, on retrouve la tendance dominante des ancêtres des *Pseudozius* (constitution d'un

orifice prélabial) ; chez d'autres celle des ancêtres des *Epixanthus* (rapprochement des antennes et du front), qui n'est autre que la tendance xanthienne *(Xantho, Actæa)*.

Autour des nombreuses espèces de ce genre prennent place d'autres espèces que l'on a fait rentrer dans des genres voisins ; ce sont en particulier : l'*Eurypanopeus planissimus* (étudié avec les *Panopeus*); le *Glyptoplax pugnax* S.-J. Smith (Panama) et l'*Eucratoplax guttata* A. M.-Edw., caractérisés par un front assez avançant ; le *Catoptrus nitidus* A. M.-Edw. (Samoa), qui semble se rapprocher des *Curtonotus*, formes qui diffèrent déjà notablement des *Panopeus*.

Les *Curtonotus* (*C. longimanus* de Haan et *C. vestitus* de Haan) des mers du Japon sont des Crabes très curieux, car, tout en prenant une allure très particulière de Catométope, ils ont conservé des caractères très primitifs : les lacini sont constituées comme chez les *Panopeus*, mais les branchies 3 sont longues et bien développées; la disposition antennaire se modifie d'une façon toute spéciale : article 2 peu développé, indépendant de la paroi orbitaire ; orbite largement ouverte ; etc.

Je ne suivrai pas cette nouvelle voie d'évolution.

Fig. 197-198. — Orifice prélabial : 1° chez le *Pilumnus vespertilio (P)* ; 2° chez l'*Eurytium limosum (E)* ; *l*, lacini ; *e*, endostome.

Je serais également tenté de rapprocher de toutes les formes précédentes les *Pilumnus*, Crabes très différenciés. Certaines Panopées *(P. affinis)* prennent déjà un peu l'aspect de ces derniers, des poils se développant sur l'arrière de la carapace et sur les pattes. Chez les *Pilumnus*, le front, plus ou moins avançant, est bilobé ; les articles 2 des antennes sont soudés intimement à la paroi orbitaire inférieure, les antennules sont presque transversales ; les

méropodites des pattes-mâchoires souvent un peu entaillés et l'endostome incurvé laissent entre eux comme une sorte d'orifice expirateur distinct; les lacini, situées en dehors d'une crête antéro-postérieure, et à bord antérieur avançant et incurvé, ont tendance à constituer un orifice respiratoire prélabial; elles ont d'ailleurs la forme de celles des Panopées; enfin, fait très remarquable, les branchies 3 subissent des réductions (*3 b* courte, *3 a* réduite); les poils nettoyeurs présentent seulement des brosses et des scies.

§ 6. — Le *Paragalene longicrura* Nardo.

Je terminerai par l'étude d'un Crabe méditerranéen qui est un peu à part parmi les Xanthidés et qui ne semble pas se rattacher au premier abord aux formes que je viens de passer en revue (Panopées, etc.); c'est le *Paragalene longicrura* Nardo, que j'ai examiné sur un échantillon provenant de la Station zoologique de Naples.

Fig. 199. — *Paragalene longicrura* Nardo. Lacini des maxillipèdes antérieurs.

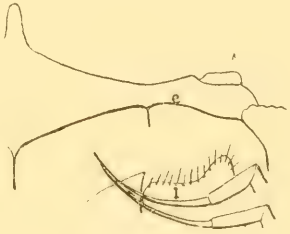


Fig. 200. — *Paragalene longicrura* Orifice prélabial. *l*, lacini; *e*, endostome.

La carapace fortement chitinisée, granuleuse, présente des crêtes et des dents très nettes: le front a 6 dents, y compris les dents orbitaires supéro-internes (les orbites, 4); les bords antéro-latéraux, 5 très fortes, y compris les dents orbitaires supéro-externes; le front

assez avançant s'incline en avant ; les pinces sont très fortes, à contours arrondis.

Il y a une avancée ptérygostomienne très accusée contre laquelle viennent appuyer les articles 2 des antennes ; ceux-ci sont éloignés du front et mobiles ; les antennules sont assez obliques.

Le bord antérieur du méropodite est plutôt en retrait de l'endostome.

La lacini a une forme tout à fait particulière (fig. 199) ; sa face interne est large, mais courte ; son bord antérieur est profondément incisé; elle est assez courte et vient butter en dedans, non contre une crête antéro-postérieure, mais contre une saillie irrégulière développée dans l'espace prélabial ; il existe donc dans cette région un orifice respiratoire assez bien différencié.

Les branchies 3 sont bien développées, mais la branchie 2 est très réduite, faute de place.

L'ornementation de poils nettoyeurs comprend deux rangées de longs poils secondaires diamétralement opposées dont l'une s'interrompt pour faire place à une double ligne de petites saillies chitineuses et à un peigne aux dents courtes et fines.

Fig. 201. — *Paragalene longicrura* Nardo. Extrémité des poils des épipodites.

En comparant avec soin le *Paragalene longicrura* aux formes déjà décrites, on arrive forcément à le placer à côté du *Pseudozius Bouvieri*, dont il a le caractère de faible spécialisation, la formule branchiale et l'*orifice respiratoire particulier*.

On sait qu'on a rapproché le *Geryon* des *Paragalene* et qu'on a vu dans cette forme un passage aux Catométopes.

§ 7.

Aperçu sur l'origine et les affinités des divers Xanthidés.

L'évolution de Xanthidés semble s'être faite dans une multitude de directions, à partir de deux points de départ distincts, au moins.

Premier point de départ. — Il semble qu'un premier point de départ soit constitué par des formes voisines du *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw.

L'*avancée frontale*, sous laquelle s'abritent des antennules obliques et viennent s'appuyer des antennes assez bien développées, et la *légère avancée des méropodites* sembleraient indiquer que ces formes ancestrales auraient adopté quelque peu la vie fouisseuse, au moins à un moment assez court de leur évolution. Les *lacini* s'étendent transversalement dans presque toute la largeur de l'espace prélabial, et leurs bords antérieurs droits n'ont aucune tendance à limiter des orifices respiratoires distincts, qui n'ont aucune raison d'être chez des espèces à tendances corystidiennes. Le genre de vie primitif est marqué aussi par la constitution des pattes postérieures, courtes, aplaties et pouvant glisser les unes sur les autres.

De ce premier centre d'origine seraient sortis :

1° Les Xanthes proprement dits *(Xantho, Xanthodius, Lophoxanthus, Xanthodes (?))* qui présentent de nombreuses variations de détails, relatives tant à la forme et à l'ornementation de la carapace qu'à la constitution du front, des antennes, des pattes-mâchoires, des lacini ;

2° Les Actées *(Actæa, Heteractæa, Hypocœtus, Phlyctenoxanthus, Euxanthus)*, dont la carapace est généralement granuleuse, et chez lesquelles le front avançant se rabat jusque vers l'angle interne et supérieur de l'article 2 des antennes ;

3° Les Zozymes, qui semblent se rattacher aux formes précédentes par l'*Euxanthus*, qui elle n'est qu'une Actée à carapace mamelonnée ;

4° Les *Etisus* et *Etisodes*, dont certaines espèces telles que l'*Etisus convexus* Stimpson (Japon) avec leur front très avançant,

leurs *antennules presque longitudinales*, leurs lacini très allongées transversalement, etc., reproduisent beaucoup de caractères ancestraux présumés : la spécialisation vient surtout du mode tout à fait spécial de fermeture de l'orbite.

Chez toutes ces formes la carapace, assez bien chitinisée et divisée en territoires distincts, tend à s'élargir beaucoup, les pattes postérieures restent courtes, les pinces ont en général les doigts noirs, aucun orifice prélabial ne se différencie, les branchies ne subissent jamais de réductions notables, les poils nettoyeurs possèdent en général des crochets.

Les *Atergatis* semblent s'y rattacher.

Les *Chlorodius* doivent probablement en être isolés.

Deuxième point de départ. — Un point de départ distinct du premier semble être la forme X définie plus haut (p. 309). Le *front* bilobé aurait été *peu avançant*, ce qui aurait entraîné l'extrême obliquité des antennules ; les pattes-mâchoires, dès le début, n'auraient pas dépassé l'endostome. Ces caractères indiqueraient que la forme X ne menait en rien la vie fouisseuse. D'ailleurs les pattes postérieures longues et subcylindriques auraient été plus adaptées à la marche qu'à l'enfouissement. Les formes issues de X ont pu ainsi émigrer dans diverses directions, et un certain nombre auraient quitté les eaux marines, soit pour les eaux douces, soit même pour le continent (Telpheuses, certains Catométopes).

L'adaptation à la vie aérienne aurait été facilitée par la formation de l'orifice respiratoire prélabial.

Mais celui-ci ne s'est pas toujours formé.

Autour de ce point de départ, en effet, l'évolution se serait faite dans une foule de directions ; il semble qu'on puisse grouper les lignes évolutives en deux faisceaux, ayant respectivement pour formes les moins différenciées, les Panopées et le *Pseudozius Bouvieri* A. M.-Edw.

Chez les Panopées, si variables, l'orifice respiratoire prélabial reste à l'état d'ébauche très vague, et les branchies antérieures subissent des réductions de volume notable ; les *Eurytium* sont un peu plus spécialisés ; les *Pilumnus* se rattacheraient peut-être à ce groupe.

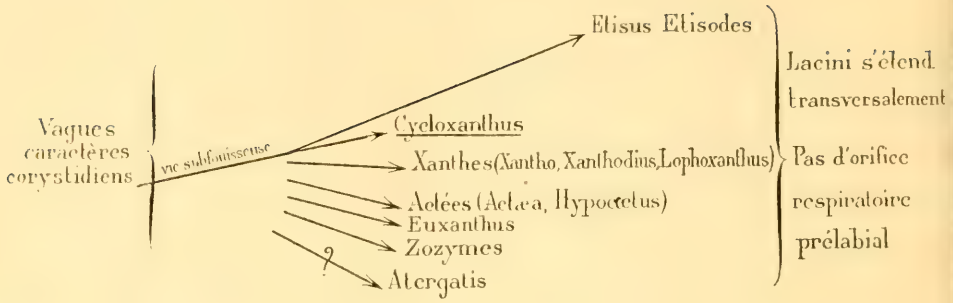
Chez le *Pseudozius Bouvieri* A.M.-Edw., la lacini s'échancre pour la constitution d'un orifice respiratoire ; nous retrouvons celui-ci chez l'*Epixanthus frontalis* M.-Edw., forme spécialisée dans le sens xanthien et qui subit des réductions branchiales, et chez le *Paragalene longicrura* Nardo, qui a conservé les branchies antérieures bien développées.

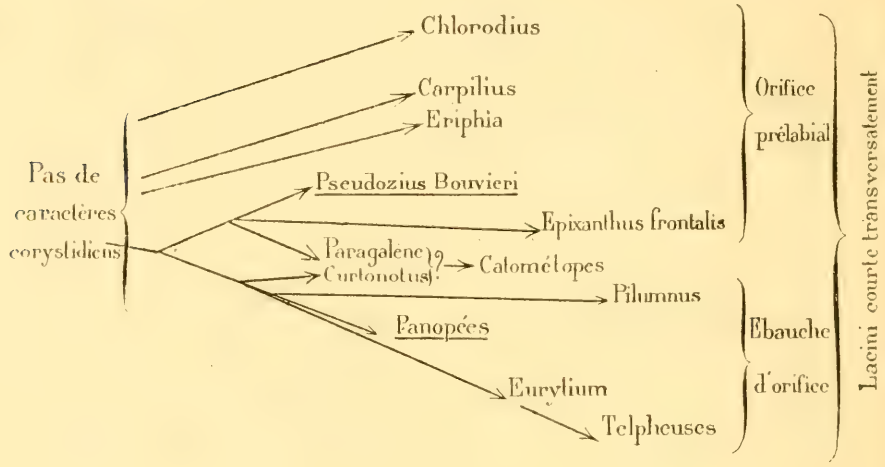
Chez tous les Crabes issus du deuxième point de départ et appartenant à ces deux séries, la carapace, en général peu chitinisée et lisse, a plus ou moins tendance à prendre la forme quandrangulaire, les pattes postérieures sont longues, les pinces sont assez inégales et souvent à doigts incolores, les lacini sont courtes, avançantes, à bord antérieur incurvé ou découpé, les branchies subissent assez souvent des réductions notables, les poils nettoyeurs possèdent en général des brosses et des peignes.

Les Carpilies sont des formes isolées, qui paraissent issues d'ancêtres éloignés, distincts des précédents, mais se rapprochant sans doute plutôt de l'ancêtre X. Notons en passant que la coloration des Carpilies rappelle quelque peu celle de l'*Epixanthus frontalis* M.-Edw. (pointillé de rouge) et celle de certaines Panopées (*Panopeus purpureus* Lockington).

Les *Eriphia* sont probablement aussi l'aboutissant d'une voie évolutive spéciale.

Toutes ces considérations peuvent se résumer dans le tableau ci-contre :





NOTA. — Les *Menippe* ont encore une place douteuse, ainsi que d'ailleurs les *Pilumnus*.

Je proposerai la classification suivante :

I. Xanthidés vrais (Xanthes, Actées, Zozymes,... *Etisus*).

II. Pseudo-Xanthidés ou Panopéidés.

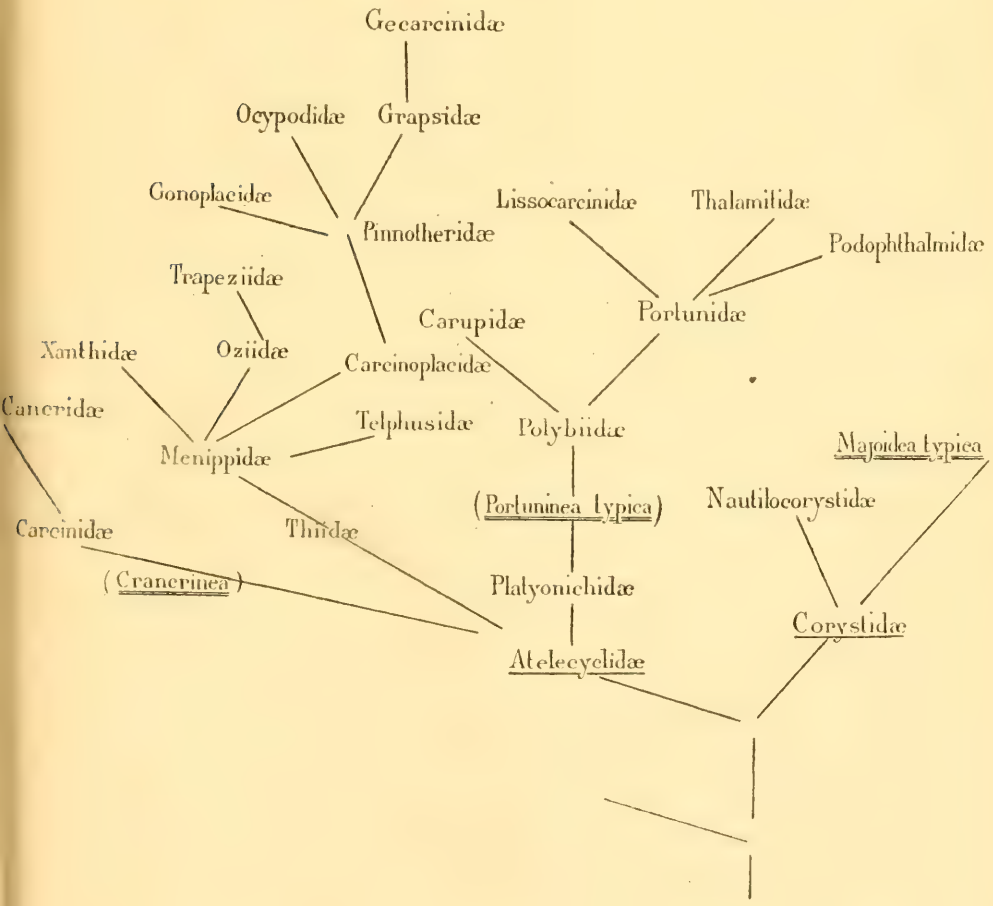
- Orifice prélabial..... { *Carpiliens.* / *Pseudoziens.*
- Pas d'orifice prélabial.... — *Panopéiens.*

CHAPITRE V.

CONCLUSIONS

La vie fouisseuse et la phylogénie des Crabes.

Obtmann [E, 94] a donné le tableau suivant relatif à la généalogie des Brachyures :



On voit que cet auteur fait descendre la plupart des Crabes, c'est-à-dire les Oxyrhynques, les Cyclométopes, les Catométopes, de forme fouisseuses *(Corystidæ, Atelecyclidæ, Thiidæ).*

Au cours des chapitres qui précèdent j'ai dû mettre en doute bien des fois cette opinion.

Chez les Oxyrhynques, il m'a été impossible de retrouver des traces d'un état ancestral corystidien.

Parmi les Portunidés, la forme la plus primitive que l'on connaisse paraît être le *Portumnoïdes Garstangi* Bohn (ancien *Portumnus nasutus* Latr); or, chez ce Crabe, si le front est avançant, les pattes-mâchoires externes s'arrêtent à l'endostome ; cette disposition subsiste également chez le *Carcinus mœnas* Pennant, peu différencié, qui perd l'avancée frontale au cours du développement, et chez les Polybies et les Portunes, qui, en général, n'ont pas le front avançant ; mais chez les *Portumnus* et les *Platyonichus*, Crabes plus exclusivement fouisseurs on voit se façonner une *véritable chambre prostomiale* de Corystidé, sous l'influence des frottements des antennes et des appendices buccaux contre le sable ; j'ai montré plus haut (p. 269 et p. 275) que cette chambre prostomiale est une *acquisition* secondaire, et qu'il est impossible de considérer les Platyonichidés comme les intermédiaires entre les Atélécyclidés (ou autres Corystidés) et les Portunidés.

J'ai dû séparer des Xanthidés, un certain nombre d'espèces qui ont été jusqu'ici assez peu étudiées (Panopées, *Pseudozius Bouvieri* A. M.-Edw., etc.) et qui auraient admis pour ancêtre des Crabes non fouisseurs, à pattes postérieures subcylindriques, à front peu avançant, à pattes-mâchoires non soulevées et en retrait même de l'endostome (Voir p. 309). Ces ancêtres se rapprocheraient beaucoup de ceux des Portunidés ; bien des fois, j'ai retrouvé chez les Panopées des côtes de l'Amérique du Nord l'aspect de nos *Carcinus mœnas* Pennant ; aussi c'est avec un vif plaisir que j'ai lu dans l'*Histoire naturelle des Crustacés* de Milne-Edwards (I, p. 403) : « Genre Panopé ; ce petit groupe semble conduire vers le genre Carcin » ; chez certaines *Panopées, on voit se constituer une avancée frontale absente chez les formes primitives* ; il en est de même dans le genre Portune, où le *Portunus pusillus* Leach seul prend, sous l'influence du genre de vie tout à fait particulier qu'il mène (Voir p. 266), un front avançant. Il est probable que les Catométopes dérivent de Crabes voisins des Panopées et encore moins

différenciés. Ainsi les Pseudo-Xanthidés et les Catométopes ne prendraient pas leur origine parmi les Corystidés : l'avancée frontale que l'on trouve chez quelques espèces serait une acquisition se condaire, comme le prouve la disposition générale des antennules, qui sont dès le début presque transversales.

Les vrais Xanthidés (Xanthes, Actées,... *Etisus*) comptent encore une espèce assez primitive, le *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw., chez laquelle le front est étroit et avançant, et les antennules peu inclinées vers le dehors, mais où il y a à peine une ébauche de chambre prostomiale.

Les *Atelecyclus*, avec leur front avançant, leur antennules longitudinales, les antennes hypertrophiées, leurs pattes-mâchoires soulevées et avançantes sont nettement des formes corystidiennes ; mais sont-elles vraiment primitives ? En se transformant, elles donnent naissance à des formes non corystidiennes, les Cancéridés ; mais n'avons-nous pas vu, les *Platyonichus*, formes corystidiennes, donner de même les Neptunes, Crabes qui grâce à leur activité ont conservé les renversements des Crustacés fouisseurs et les appareils filtrants de la chambre prostomiale.

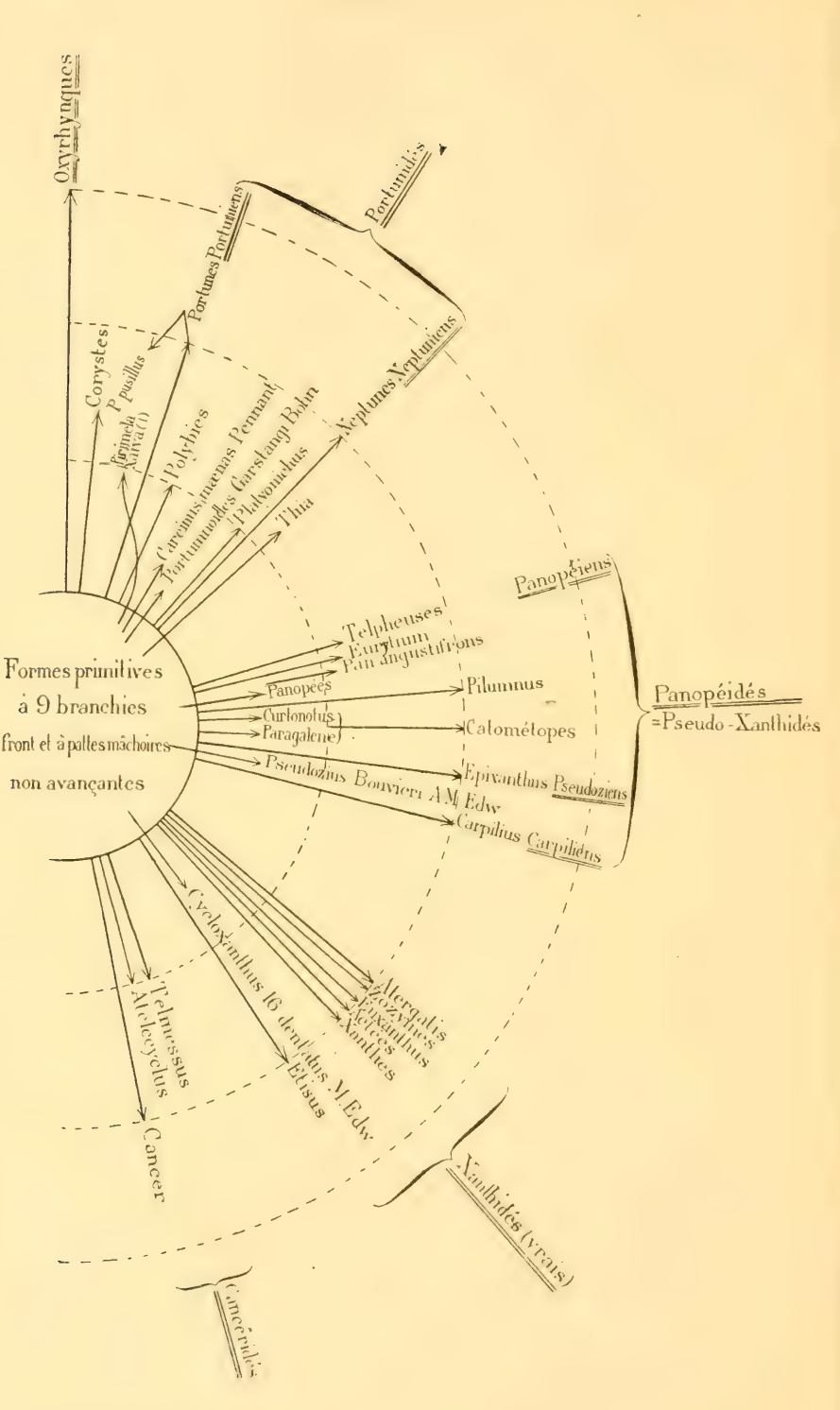
Formes non corystidiennes.....	F. corystidiennes.....	F. non corystidiennes
Portunnoïdes.....	*Platyonichus*.....	*Neptunus*.....
	Atelecyclus.....	*Cancer*.....

Il n'est donc pas impossible que les *Atelecyclus* qui sont déjà assez différenciés dérivent comme la plupart des autres Crabes de formes sans avancée frontale et sans chambre prostomiale.

J'arrive ainsi à considérer les Corystidés d'une façon tout à fait différente de Ortmann : 1° ils ne seraient pas des formes ancestrales ; 2° ils ne constitueraient pas un groupe naturel, car 3° ils proviendraient de l'adaptation à la vie fouisseuse de Crabes peu différenciés naturellement, mais appartenant à divers phylums.

Il y aurait, non pas des Corystidés, mais des formes corystidiennes, résultant d'une convergence adaptative. Ceci expliquerait les différences considérables que l'on observe chez les divers Corystidés, et que l'on attribuait jusqu'ici à l'extrême variabilité des espèces primitives.

Je résumerai dans le tableau suivant la façon dont j'entrevois l'évolution des Crabes.


Oxyrhynques
Portunidés
Portunes Portuniens
Corystes
P pusillus
Polybies
Carcinus maenas Pennant
Portunnoides Garstangi Bohn
Platyonichus
Thia
Neptunes Neptuniens
Panopéiens
Telpheuses
Eurytium
Pan angustifrons
Panopées
Pilumnus
Curtonotus
Paragalene
Catométopes
Pseudozius Bouvieri A M Edw
Epixanthus Pseudoziens
Carpilius Carpiliens
Panopéidés
=Pseudo-Xanthidés
Formes primitives
à 9 branchies
à front et à pattes mâchoires
non avançantes
Cycloxanthus 16 dentatus M Edw
Telmessus
Atelecyclus
Cancer
Etisus
Xanthes
Xanthidés (vrais)
Cancéridés

D'après ce tableau on voit que l'adaptation corystidienne se manifeste dans les divers phylums, chez des espèces plus ou moins différenciées, et avec une intensité variable.

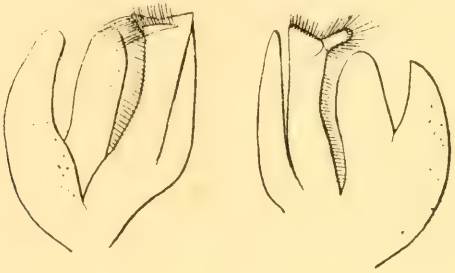


Fig. 202. — *Mictyris longicarpus.* Maxillipèdes antérieurs.

Parmi des formes déjà assez spécialisées comme les Portunes, on peut voir s'esquisser une différenciation corystidienne chez le *Portunus pusillus* Leach qui, sous l'influence de la composition chimique de l'eau, sécrète une chitine faible et plastique rappelant celle des ancêtres.

On trouve également des transformations très curieuses chez des Brachyures également assez spécialisés, les Pinnothéridés, mais dont les conditions chimiques de vie sont tout à fait spéciales.

Fig. 203. — *Mictyris longicarpus.* Maxillipèdes postérieurs.

Je ne citerai qu'un exemple, celui du *Mictyris longicarpus* (Célèbes) (1). Je ne décrirai point la forme bizarre de la carapace, et ne dirai point ici pourquoi j'entrevois une parenté avec les Carpilies. Je me bornerai à la description des pattes-mâchoires.

Les maxillipèdes postérieurs (fig. 203) forment deux opercules volumineux.

Les maxillipèdes moyens constituent des lames molles, spongieuses, couvertes de poils agglutinant des grains de sable.

(1) J'ai étudié un certain nombre d'espèces de Pinnothéridés, mais je me réserve de publier les résultats trouvés plus tard, en les complétant; au point de vue de la respiration, ce sont des *formes excessivement curieuses.*

De même les lobes internes des maxillipèdes antérieurs (fig. 202) sont transformés en sacs spongieux, tandis que la lacini a une forme accidentée.

Tous les poils des parties spongieuses s'enchevêtrent les uns dans l'autre et agglutinant du sable constituent un filtre très parfait pour l'eau qui entre vraisemblablement par la partie antérieure.

C'est là une transformation que je n'ai trouvée nulle part ailleurs, et qui montre bien la plasticité remarquable de la chitine chez les Crustacés qui vivent dans des milieux chimiques spéciaux (1).

(1) Des recherches entreprises au cours de l'impression de ce travail (été 1901) m'ont permis de comprendre un des mécanismes par lesquels les substances toxiques du milieu extérieur peuvent déterminer des changements morphologiques ; ces substances détermineraient des spasmes toxiques, musculaires et circulatoires, dans certains territoires de l'organisme, et par suite ces territoires subiraient des atrophies.

C'est ainsi que les branchies disparaîtraient en général : les réductions de la formule branchiale s'observent surtout chez les Oxystomes et les Pinnothéridés, Crabes qui vivent, comme je l'ai montré plus haut, dans des milieux toxiques et spasmodisants, peu au contraire chez les Dromiacés, chez lesquels je n'ai jamais pu déterminer des spasmes du scaphognathite.

Chez les formes actives, *Neptuniens et Panopéidés*, le courant étant probablement surtout inverse, les intoxications doivent porter leur action sur les parties antérieures du corps : front (érosion chez les Neptunes) ; lacini (échancrure chez les Carpilies, les Pseudozius, les Panopées) ; branchies (réduction du groupe antérieur chez toutes ces formes).

Les formes fouisseuses, qui échappent aux intoxications, ont souvent un front avançant, des appendices buccaux ou antennaires développés, une formule branchiale complète. (Note de l'auteur, 15 septembre 1901).

TROISIÈME PARTIE

CONSÉQUENCES ÉTHOLOGIQUES

CHAPITRE PREMIER

Associations parasitaires.

L'étude que j'ai faite des mécanismes respiratoires pourrait être utile au biologiste qui envisage les associations des parasites avec leurs hôtes.

Je vais montrer, en effet, que les parasites ont une influence sur les mouvements respiratoires, et inversement que les mouvements respiratoires semblent en avoir une sur l'établissement et le développement des parasites chez les Crustacés Décapodes.

§ 1.

Influence des parasites sur les mouvements respiratoires.

Il y a deux sortes de parasites : les *parasites externes* et les *parasites internes*.

Parmi les parasites externes, il faut placer les *œufs*, qui sont fixés sur les appendices abdominaux, et qui agissent surtout mécaniquement, et aussi les *parasites branchiaux*, tels que les Bopyres, qui agissent mécaniquement (à la façon de corps étrangers) et chimiquement (modification chimique du contenu de la chambre branchiale).

Influence des œufs. — *Dans bien des cas, les œufs semblent avoir pour effet de diminuer la fréquence ou la durée, et l'intensité des renversements*; cela tient vraisemblablement à ce que les *femelles porteuses d'œufs* sont *moins actives* que les autres individus de la même espèce.

J'ai recueilli, dans le golfe de Marseille, au pourtour du Broundo coralligène, des femelles de *Pilumnus spinifer* M.-Edw. dont l'abdomen portait des œufs d'un brun-jaune violacé (septembre 1899) : dans l'aquarium elles restaient des heures entières immobiles, s'accrochant à quelque anfractuosité d'une concrétion calcaire ; leurs antennes étaient garnies d'Algues rouges ; or, l'habillement est une des caractéristiques des Crustacés à mœurs sédentaires ; les renversements étaient faibles et espacés, exactement comme chez les *Pilumnus hirtellus* L. rendus sédentaires par leur emprisonnement dans les roches d'Hermelles de Wimereux.

J'ai rapporté également plus haut (1re p., Ch. V, § 3) quelques observations (septembre 1899), sur les *Palæmon xiphias* Risso, qui se promènent dans les prairies de Zostères de la même localité, à une profondeur de 20 mètres environ ; chez les porteuses d'œufs, les chasses en arrière, au lieu de se produire de temps en temps, disparaissent complètement, bien que les pattes abdominales secouent fréquemment les œufs.

Les *Pilumnus spinifer* M.-Edw. et les *Palæmon xiphias* Risso sont des *animaux des fonds. Chez les Crustacés littoraux, les femelles avec des œufs peuvent conserver une assez grande activité, et présentent alors, en général, des renversements plus fréquents et plus prolongés.*

J'ai donné plus haut (1re p., ch. V, § 3) divers graphiques relatifs aux *Virbius varians* Leach recueillis à Wimereux (août 1899) ; les porteuses d'œufs, *seules*, qu'elles soient incolores, brunes ou vertes, présentent des chasses en arrière très fréquentes (4 à 15 par minute) ; c'est là sans doute l'effet de la fatigue plus prononcée.

J'ai recueilli à la même époque, dans le port de Boulogne, une femelle de *Carcinus mænas* Pennant, à carapace toute couverte de Balanes et de Moules, et portant des œufs, et j'ai pu observer ce Crabe quelque temps au laboratoire de M. Giard. Le courant était presque constamment renversé ; le rapport $\frac{\text{durée courant inverse}}{\text{durée totale}}$

atteignait une valeur considérable $\frac{922}{1.000}$; c'est d'ailleurs la valeur la plus élevée que j'ai observée chez un *Carcinus* (Voir 1re p., ch. V, § 7) : les Crabes des régions boueuses telles que le Cul de Loup (St-Vaast) n'ont donné que $\frac{700}{1.000}$.

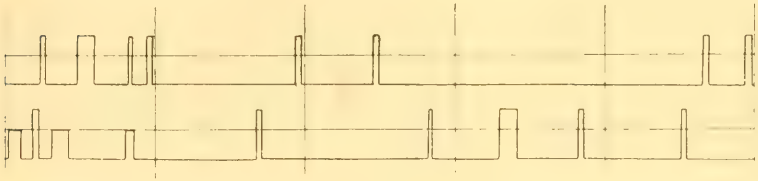


Fig. 204. — Graphique représentant la circulation de l'eau dans la chambre branchiale (Voir p. 100) d'une femelle de *Carcinus mænas* Pennant porteuse d'œufs (port de Boulogne).

Lorsque la région prostomiale du Crabe était émergée, on voyait des bulles d'air sortir constamment à l'arrière des pattes postérieures, et, pour certaines positions des pattes abdominales, de divers points de la masse des œufs : *le résultat du renversement était une aération intense des œufs.*

Influence des parasites branchiaux. — J'ai trouvé à Tamaris (septembre 1899), dans le sable vaseux près du quai, une multitude de petites Gobies, *Upogebia stellata* Montagu, dont un grand nombre étaient parasitées par le *Gyge branchialis* Cornalia et Panceri. Chez les individus non parasités, j'ai constaté 6-7 chasses d'eau en arrière par minute, accompagnées de mouvements du branchiostégiste, dont le bord est très sensible aux attouchements. L'influence du parasite s'est montrée extrêmement variable.

J'ai effectué sept séries d'expériences :

Expériences *a*.	Hôte de petite taille	Pas de parasite.
b.	—	Gros parasite.
c.	Hôte de taille moyenne.	Petit parasite.
d.	—	Gros parasite.
e.	—	Parasite déplacé.
f.	Même hôte	Petit parasite.
g.		Parasite enlevé.

Le parasite à mesure qu'il grossit diminue la fréquence des renversements des deux côtés, mais surtout du côté où il siège. Il n'en est pas de même quand le parasite a été changé de place ; à certains instants les renversements se multiplient à cause sans doute de l'excitation provoquée par les mouvements du parasite.

Influence des parasites internes (Sacculines).— L'influence des Sacculines sur les mouvements respiratoires des Crabes (*Carcinus, Pachygrapsus*) est excessivement variable.

Observations sur les *Carcinus mœnas* Pennant.

Exp. *Carcinus mœnas* Pennant, de petite taille (H = 2cm, 2), provenant du port de Boulogne. 26 août 1899.

1er individu : granité (taches blanches et noires), habillé d'Algues, avec une jeune Sacculine.
2e individu ♀ : verdâtre, non habillé, non parasité.

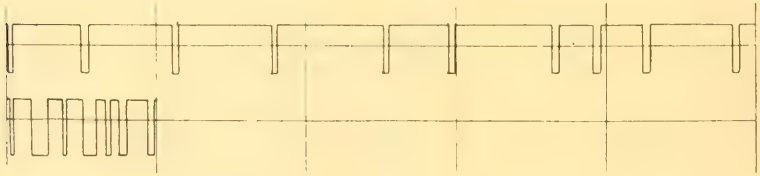


Fig. 205. — *Carcinus mœnas* Pennant. 2 individus, l'un parasité (1re ligne), l'autre non parasité (2e ligne).

Alors que les Crabes de 2cm présentaient des renversements fréquents, le Crabe parasité n'avait que deux renversements par minute.

Observations sur les *Pachygrapsus marmoratus* Fabr. (Endoume, septembre 1899). — J'ai constaté que les Sacculines augmentent dans certains cas d'une façon très notable la fréquence des renversements, et la diminuent dans d'autres cas.

Obs. *a* Grapse ♀ de petite taille teinte claire	même localité	non parasité.
b Grapse ♀ de petite taille teinte foncée	(23 septembre 1899)	parasité et habillé d'Ulves.
c Grapse ♀ de moyenne taille teinte foncée	même localité	non parasité
d Grapse ♀ de moyenne taille teinte foncée	(20 septembre 1899)	parasité.
e Grapse ♀ de grande taille teinte foncée	Calangue Ste Croix	parasité et habillé d'Ulves.

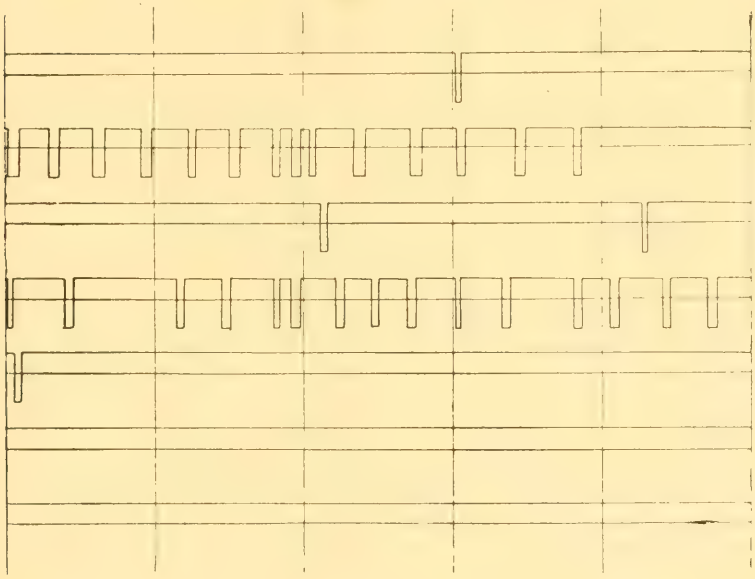


Fig. 206. — *Pachygrapsus marmoratus* Pennant, parasité ou non. 1re ligne (*c*), 2e ligne (*d*), 3e ligne (*a*), 4e ligne (*b*), 3 dernières lignes (*e*).

Dans tous ces cas, la Sacculine était débordante.

L'observation *c* a porté sur un Grapse ♀, de grande taille, de teinte foncée, habillée d'Ulves, munie d'une Sacculine débordante, provenant des eaux pures de la calangue de Croix, et ayant des allures assez lentes. Pendant la durée d'un quart d'heure je n'ai pu observer aucun renversement (!), ce qui est tout à fait exceptionnel chez un Grapse. Il faut remarquer que les mouvements de l'abdomen étaient faibles, contrairement au cas des observations *b* et *c*.

On peut admettre, au sujet de l'influence des Sacculines, ou bien qu'il arrive un moment où le Crabe, complètement épuisé par suite du parasite, devient inactif, ou bien que, suivant les phases de son développement, le parasite produit ou non des toxines régulatrices des contractions musculaires.

§ 2. — Influence des mouvements respiratoires variés sur l'établissement et le développement des parasites.

Dans une note à l'Académie des Sciences (octobre 1897) j'ai indiqué qu'il y avait des relations entre la modalité des mouvements respiratoires de l'hôte et la nature des parasites ; à ce moment mes recherches sur les mécanismes respiratoires des Crustacés Décapodes étaient loin d'être terminées ; depuis toutes mes prévisions se sont réalisées.

Relations entre la modalité des mouvements respiratoires de l'hôte et la nature des parasites. — Les Crustacés parasites branchiaux des Décapodes sont, outre quelques Copépodes, les *Bopyridæ* et les *Entoniscidæ*, appartenant au groupe des Epicarides.

Entoniscidæ. — J'avais indiqué en octobre 1897 que les *Entoniscidæ* ne devaient se rencontrer *que chez les Décapodes présentant des renversements prolongés*. Je n'avais pas encore étudié, ni le *Portumnus variegatus* Leach, ni le *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., ni les *Xantho*.

J'ai constaté depuis : 1° que le *Portumnus variegatus* Leach et le *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., qui semblent être, avec le *Carcinus mœnas* Pennant, les hôtes les plus favorables à l'établissement des *Entoniscidæ*, ont, comme ce dernier Crabe, des renversements *très* prolongés ; — 2° que les *Xantho* se comportent comme certains Portunes (*P. arcuatus* Leach), tant au point de vue de la respiration qu'à celui des parasites.

Il devient presque évident que la fréquence du parasite chez un hôte est proportionnelle à la durée des renversements du courant respiratoire.

Neuf espèces d'*Entoniscidæ* ont été trouvées sur les Crabes de nos côtes ; ce sont, en les classant à peu près d'après l'abondance des exemplaires recueillis :

1° *Portunion Kossmanni* GIARD et BONNIER,	sur *Platyonichus latipes* PENN. W.	
2° *Portunion mænadis* G. et B.	sur *Carcinus mænas* PENN. W. etc.	
3° *Grapsion Cavolini* G. et B.	sur *Pachygrapsus marmoratus* FABR.	$\frac{1}{30}$
4° *Portunion salvatoris* KOSSMANN	sur *Portunus arcuatus* LEACH.	
5° *Cancrion floridus* G. et B.	sur *Xantho incisus* LEACH. (*X. floridus* MONT.)	$\frac{3}{900}$
6° *Cancrion miser* G. et B.	sur *Pilumnus hirtellus* LINNÉ. W.	$\frac{6}{1.500}$
7° *Portunion Moniezi* GIARD	sur *Portunus puber* LINNÉ	tr. r.
8° *Priapon Fraissei* G. et B.	sur *Portunus holsatus* FABR. W.	3 ou 4
9° *Pinnotherion vermiforme* G. et B.	sur *Pinnotheres pisum* LINNÉ. W.	1

Il suffira de se rapporter aux graphiques figurant dans la 1er partie, chapitre V, pour voir que les hôtes sont classés dans l'ordre même de la durée des renversements, et que celle-ci est toujours élevée (1).

Un fait également très remarquable est le suivant : parmi les Macroures et Anomoures, on ne trouve des *Entoniscidæ* que chez les Porcellanes (quatre espèces d'*Entoniscus* sur diverses Porcellanes) ; or, les Porcellanes sont, avec les Scyllares, les seuls Crustacés, en dehors des Crabes, qui présentent des renversements *très* prolongés.

Si les *Entoniscidæ* ne se rencontrent que chez des Décapodes, présentant des renversements prolongés ; inversement la plupart des Décapodes ayant de pareils renversements possèdent les parasites en question ; font exception les Scyllares et les Corystidés ; or, les uns et les autres sont munis pour le courant inverse d'appareils filtrants assez parfaits (orifices particuliers des Scyllares, chambre prostomiale des Crabes fouisseurs).

Cette remarque est curieuse au point de vue de l'éthologie des *Entoniscidæ* : il semble que l'infection se fasse par l'introduction des larves au moyen du courant inverse. Une expérience peut être

(1) Je n'ai pas constaté de renversements prolongés chez le *Pinnotheres pisum* L. ; mais les observations sont difficiles chez ce Crabe ; de plus les miennes ont porté sur des individus placés dans de l'eau pure et non dans de l'eau chargée d'acide carbonique (comme dans la coquille) ; notons enfin que certains Pinnothéridés, comme les Mictyres, semblent avoir des renversements prolongés (V. p. 321).

faite pour le montrer. Si l'on fait flotter à la surface de l'eau d'un cristallisoir des corps de petite taille et très légers, on constate facilement que chez un *Carcinus mœnas* PENNANT le courant inverse entraîne facilement ces corps dans la chambre branchiale, comme par une sorte d'aspiration.

J'ai indiqué en outre (Voir D, a, 97) que les changements de sens du courant respiratoire dans la chambre branchiale de l'hôte ont probablement pour effet de faciliter l'entrée et la sortie de l'eau dans la loge occupée par le parasite.

Bopyridæ. — J. BONNIER distingue dans son travail remarqnable sur ces animaux [D, f, 00] trois groupes de *Bopyridæ*, caractérisés par les pleura du pléon de la femelle : allongés et digités dans le premier *(Ione, Cepon)*, lamelleux dans le deuxième, rudimentaires ou nuls dans le troisième (*Gyge*, Bopyres proprement dits).

1. *Cepon* et *Ione*. — Les *Cepon* trouvés sur les Crabes européens sont :

1° *Portunicepon cervicornis* RISSO sur *Portunus arcuatus* LEACH ;

2° *Cancricepon elegans* G. et B. sur *Pilumnus hirtellus* L. W ;

3° *Cancricepon pilula* G. et B. sur *Xantho incisus* LEACH W.

Les *Cepon* exotiques ont été recueillis sur des Thalamites, des Trapézies et des Grapses.

J'ai étudié les mouvements respiratoires des trois premiers hôtes : ce sont les *Crabes* (4, 5, 6, du tableau précédent) *chez lesquels les renversements commencent à prendre une certaine durée.*

Quant aux *Ione*, elles se trouvent sur les Callianasses et sur l'*Upogebia stellata* MONTAGU ; or, chez cette dernière, j'ai constaté des renversements courts, mais très fréquents (7 par minute) ; il faut remarquer en outre que la pénétration du parasite par le courant *direct* peut se faire facilement, la fente du branchiostégite étant large.

2. *Bopyridæ* à pleura du pléon lamelleux. — Les espèces trouvées sur les Crustacés que j'ai étudiés sont :

1° *Gigantione Bouvieri* BONNIER sur *Pilumnus hirtellus* L. ;

2° *Pseudione callianassæ* KOSSMANN sur *Callianassa subterranea* MONTAGU ;

3° *Pseudione Fraissei* Kossmann sur *Clibanarius misanthropus* Risso ;

4° *Pseudione Hyndmanni* Bate et Westwood sur *Eupagurus bernhardus* Linné ;

5° *Pseudione insignis* G. et B. sur *Munida rugosa* Fabricius ;

6° *Pseudione proxima* Bonnier sur *Eupagurus bernhardus* Linné ;

7° *Pleurocrypta galatheæ* Hesse sur *Galathea squamifera* Leach ;

8° *Pleurocrypta intermedia* G. et B. sur *Galathea intermedia* Lilljeborg ;

9° *Pleurocrypta strigosa* G. et B. sur *Galathea strigosa* Fabricius ;

10° *Pleurocrypta porcellanæ* Hesse sur *Porcellana longicornis* L.

Chez tous ces Décapodes, sauf deux, le parasite peut entrer facilement par la fente du branchiostégite plus ou moins large et dépourvue d'appareils filtrants, les chasses d'eau en arrière ne sont jamais fortes.

Les deux exceptions sont le *Pilumnus hirtellus* L. et la *Porcellana longicornis* L., Brachyures qui possèdent tous deux des renversements plus ou moins prolongés.

3. *Gyge* et Bopyres proprement dits. — Quatre espèces seulement appartenant aux genres : *Ionella*, *Pleurocryptella* et *Gyge* vivent chez les Thalassinidés et les Galathéidés ; j'ai trouvé :

Gyge branchialis Cornalia et Panceri sur *Upogebia stellata* Montagu à Tamaris et *G. galatheæ* Bate et Westwood sur *Galathea squamifera* Leach, à St-Vaast (Le Cavat).

Toutes les autres espèces se rencontrent chez les Eucyphotes (Crangonidés, Alphéidés, Palémonidés, Hippolytidés), Crustacés caractérisés par des chasses d'eau en arrière, plus ou moins espacées, courtes et assez intenses.

Mécanisme de l'infection parasitaire chez les Crustacés Décapodes.

1° *Pénétration du parasite.* — Chez les Crabes, la pénétration paraît se faire dans tous les cas par le courant inverse. La fente du

branchiostégite étroite et garnie de poils ne laisse pas pénétrer les larves ; aussi les formes qui sont le plus communément parasitées sont celles qui présentent les renversements les plus prolongés et qui en même temps ne possèdent à l'entrée du courant inverse que des appareils filtrants imparfaits.

Chez les Porcellanes, où la fente du branchiostégite est également étroite, les renversements prolongés permettent de même la pénétration des larves.

Chez les Homaridés, on n'a jamais trouvé de parasites ; cela s'explique si l'on songe à la perfection de l'appareil filtrant postérieur et à l'absence de renversements appréciables ; mais chez les Thalassinidés, et aussi chez les Galathéidés et les Paguridés, la pénétration devient assez facile par la fente du branchiostégite.

Il en est de même chez les *Eucyphota*, et surtout chez ceux dépourvus de formations épipodiales.

Ainsi *les renversements du courant respiratoire permettent l'introduction des larves chez un certain nombre de Crustacés qui, comme les Crabes et les Porcellanes, ne seraient pas parasités sans cela.*

Ces renversements sont, comme on le sait, sous l'influence de l'habitat ; il n'est donc pas étonnant que celui-ci ait une influence sur la fréquence du parasite. M. Giard a remarqué également que la présence d'un *Phryxus* entraîne assez souvent celle d'un Entoniscien ; il est possible que le premier parasite détermine à un moment donné de son évolution des renversements prolongés qui rendent plus facile l'infection par le second.

Au sujet de l'influence de l'habitat, il faut remarquer que les Crabes qui présentent les renversements prolongés sont les Crabes littoraux, et en particulier ceux qui vivent à la surface de séparation de l'eau et de l'air ; constamment ceux-ci aspirent dans leur chambre branchiale des quantités considérables de larves amenées par les *courants de surface*.

A St-Vaast j'ai pu me rendre compte combien il est important de considérer ces courants. Ceux-ci s'engagent dans les différents défilés que j'ai décrits plus haut, et sur leur trajet on peut trouver à marée basse des milliers de parasites, surtout du côté où pénètre l'eau. Les détroits du Rhun, de l'Ilet, du Cavat et surtout celui de la Hougue sont de *véritables défilés à parasites*.

Dans une certaine zone du Rhun, toutes les Ascidies renferment des parasites (*Doropygus* chez *Ascidiella aspersa*, divers parasites chez les Botrylles et *Botrylloïdes*) et les *Carcinus mœnas* PENNANT sont sacculinisés.

Dans le détroit de l'Ilet, les parasites sont surtout abondants du côté qui regarde la Hougue, par lequel s'engagent les courants : là les Crabes et les Ascidies (y compris les *Perophora*), sont parasités, et presque toutes les Moules *(Mitylus edulis)* et les *Cardium (C. edule)* renferment un petit Crabe commensal, le *Pinnotheres pisum* L. ; plus loin au contraire, de l'autre côté d'une sorte de barrière transversale, le fait est tout à fait exceptionnel.

Le défilé du Cavat est plus profond, et on y trouve moins de parasites ; cependant sur les bords les Galathées (*G. squamifera* LEACH) sont fréquemment (2 à 3 %) parasités par le *Gyge galatheæ* BATE. et WESTWOOD, et au niveau des herbiers les panaches des Sabelles arrêtent au passage les jeunes *Sabelliphilus elongatus* SARS.

Le même fait se répète à l'entrée du défilé de la Hougue, vis-à-vis de Morsalines, où les parasites sont même beaucoup plus abondants qu'ailleurs, et occupent une zone très étroite et sinueuse, parfaitement déterminée, correspondant semble-t-il à la marche des courants de surface.

J'ai indiqué ces faits pour montrer qu'il ne suffit pas qu'un Crabe présente des renversements pour qu'il s'infeste ; il faut encore qu'il soit dans une zone où l'eau aspirée contienne des larves ; on n'a jamais signalé jusqu'ici de parasites chez le *Portunus corrugatus* PENNANT des profondeurs qui a cependant les renversements prolongés.

2° *Fixation du parasite.* — Il ne semble pas que l'ornementation des branchies, qui est en rapport avec celle des épipodites, ait une influence marquée sur la fixation du parasite. Il y aurait lieu d'étudier avec soin l'ornementation du parasite, et en particulier de rechercher pourquoi les Bopyres ne sont pas rejetés au dehors de la chambre branchiale lors des chasses violentes que présentent les Eucyphotes.

Respiration du parasite et respiration de l'hôte. — Il y a évidemment des relations intimes entre la respiration du parasite et celle de l'hôte.

Il semble que les *Entoniscidæ* ne peuvent vivre que lorsque le courant respiratoire présente fréquemment des périodes de renversement prolongés, et voici l'hypothèse que j'ai faite à ce sujet : « M. Giard a montré que le parasite occupe au milieu des viscères de l'animal une loge qui est en communication avec la cavité branchiale de l'hôte par un orifice étroit ; par suite des mouvements des appendices abdominaux du parasite, l'eau est alternativement aspirée et refoulée. Or, dans la cavité branchiale de l'hôte, qui renverse de temps à autre la circulation de l'eau, il y a une semblable alternance : au courant inverse correspond une augmentation de pression de l'eau dans cette cavité qui pousse le liquide à pénétrer dans la loge du parasite ; au courant direct correspond, au contraire, une diminution de pression qui favorise l'expiration du parasite » [D, a, 97].

Je terminerai en remarquant que les parasites branchiaux se rencontrent surtout chez les Crustacés, offrant des renversements ou prolongés, ou fréquents, ou intenses, et que l'eau du courant inverse est beaucoup plus oxygénée que celle du courant direct, les branchies antérieures étant relativement peu développées.

CHAPITRE II.

Relations entre les animaux et les plantes.

Le scaphognathite avec ses mouvements si instables est un réactif d'une merveilleuse sensibilité pour apprécier les variations de la composition chimique de l'eau de mer.

Mon attention a été attirée sur ces variations et j'ai reconnu qu'elles étaient dues principalement aux êtres qui vivent dans la mer, animaux, Algues et Bactéries (Voir 1re partie, Ch. 1, § 1), et qu'elles concernaient surtout l'*acide carbonique* et l'*ammoniaque*.

J'ai déjà publié quelques-uns des résultats des recherches que je poursuis sur ces deux facteurs éthologiques; j'indiquerai ici les méthodes employées et donnerai quelques courbes intéressantes.

Méthodes employées. — J'ai opéré par *approximations successives :* j'ai fait un très grand nombre d'expériences avec la *méthode des virages*, et j'ai vérifié par l'*analyse chimique des gaz de l'eau*, telle que la pratiquent les physiologistes, les résultats les plus intéressants.

Méthode des virages. — J'ai apprécié le degré d'acidité ou d'alcalinité de l'eau au moyen de la *phtaléine du phénol*, substance chimique sans action sur le scaphognathite, et au moyen de l'*eau de chaux* ; les composés calciques sont peu toxiques par rapport aux composés alcalins ; d'ailleurs il est facile de n'ajouter la chaux qu'à la fin de l'expérience ; d'où deux manières d'opérer.

1re manière d'opérer. — On prend une certaine masse d'eau de mer ; on y ajoute une très petite quantité de phtaléine du phénol et un volume déterminé d'eau de chaux ; on obtient un liquide rouge violet de teinte plus ou moins foncée.

On distribue cette eau dans une série de flacons de même capacité et de même diamètre, et on introduit des poids égaux de divers Crustacés.

Les flacons étant tous fermés hermétiquement à la paraffine ou tous ouverts, on observe la décoloration progressive, en se servant

de flacons de repère contenant l'eau de mer initiale additionnée de quantités variables et déterminées de la même eau de chaux.

2e *manière d'opérer.* — On verse l'eau de chaux dans les divers flacons après que les Crustacés y ont séjourné un certain temps (10 minutes,.... 1 heure par exemple), et on cherche à obtenir l'égalité des teintes ; pour cela il faut ajouter en général des quantités d'eau de chaux assez variables, que l'on apprécie en se servant d'une pipette graduée.

3e *manière d'opérer.*— Pour étudier l'influence de l'ammoniaque sur la respiration de certains Crabes, j'ai employé une manière mixte : au début j'ai ajouté dans certains flacons quelques gouttes d'ammoniaque, 8 par exemple, et à la fin de l'expérience, après avoir remis 8 gouttes dans les autres flacons, j'ai cherché l'égalité des teintes et déterminé les quantités diverses d'eau de chaux nécessaires pour cela.

Ces méthodes m'ont permis d'effectuer diverses *comparaisons* et rien de plus ; mais il faut remarquer que je pouvais opérer en une heure sur un très grand nombre d'individus d'espèces différentes ou de même espèce mais provenant d'habitats différents.

Analyse chimique de l'eau. — J'ai fait l'analyse des gaz de l'eau d'après les procédés indiqués par MM. Jolyet et Regnard [H, 77].

J'ai employé, tantôt l'appareil qui a permis à ces auteurs de remplacer l'oxygène à mesure qu'il est consommé, tantôt un simple flacon ou cristallisoir de grande taille, rempli exactement d'eau, et hermétiquement clos.

Voici les détails d'une des expériences qui m'ont permis de constater l'absorption de CO^2 par le *Gonoplax rhomboïdes* Roux.

Exp. 22 octobre 1898 (sous la direction de M. Jolyet).

Quatre individus adultes ♂, pesant ensemble 48 gr., occupant un volume de 45cc, provenant des profondeurs au large des passes d'Arcachon. Dans un flacon d'une capacité de 3.220cc (correction du tube faite), bouché caoutchouc, rempli d'eau.

Eau prise au large du cap Ferret, dans la passe N. la veille à 4 heures, 1 heure après le montant, et fortement aérée ; densité = 1025, 4, à 16°,4.

Durée de l'expérience = 2 heures (4 h. 25 soir à 6 h. 25) ; t = 16°,5 à 17°.

Quantité d'eau introduite dans l'appareil = 3220^{cc} — 45^{c} = 3175^{cc}.

Analyse de l'eau avant l'expérience (t = 17°,5).

	pour 520 cc analysés.	
Volume total gaz retirés par pompe à mercure.....	12^{cc},9	3^{cc},7 CO^2
Après KOH.....	9^{cc},2	
Après acide pyrogallique.....	6^{cc},1	3^{cc},1 O.
Volume des gaz combinés obtenus après addition acide.	22^{cc},1	22^{cc} CO^2
Après KOH.....	0^{cc},1	combiné.

Analyse de l'eau après l'expérience (t = 17°).

	pour 520 cc analysés.	
Volume total gaz.....	9^{cc},60	0,95 CO^2.
Après KOH.....	8^{cc},65	
Après acide pyrogallique.....	6^{cc},1	2,54 O.
Volume gaz combinés.....	24^{cc},9	24^{cc},7 CO^2
Après KOH.....	0^{cc},2	combiné.

Résultats.

	Avant l'expérience par litre	*Après l'expérience* par litre	*Différences* par litre
V. gaz.....	24^{cc},8	18^{cc},4	— 6^{cc},4
CO^2.....	7^{cc},2	1^{cc},8	— 5^{cc},4
O.....	5^{cc},9	4^{cc},9	— 1^{cc},0
Az.....	11^{cc},7	11c,7	0
CO^2 combiné.	42^{cc},3	47^{cc},5	+ 5^{cc},2

Par suite :

	48$^{gr.}$ *Gonoplax* en 2 heures	En 1 heure	1 kilo en 1 heure
Ont absorbé.	20^{cc},3 gaz	10^{cc},15 gaz	211^{cc},4 gaz
	17^{cc},1 CO^2	8^{cc},55 CO^2	176^{cc},0 CO^2
	3^{cc},1 O	1^{cc},55 O	32^{cc},2 O
Et dégagé...	16^{cc},5 CO^2 combiné	8^{cc},25 CO^2 combiné	171^{cc},8 CO^2 combiné

D'où $\frac{Co^2}{O} = \frac{-176}{32} = -5,5.$

Quelques résultats concernant les relations des Crustacés et des Algues.

Je n'insisterai pas sur les faits d'*absorption de l'acide carbonique* par les Crabes des profondeurs à l'approche de l'hiver, car je les ai publiés ailleurs, et en ai donné récemment [D, c, 01] une interprétation.

Exp. Commencement de septembre 1898. St-Vaast.

Carcinus mænas Pennant 1gr,7 Le Rhun	*Cancer pagurus* 2gr,7 Parcs aux Huîtres	*Pisa tetraodon* Pennant 1gr,9 Parcs aux Huîtres
Pirimela denticulata Montagu 3gr,19 Les Antiquaires		*Eupagurus cuanensis* Thompson — Fonds à *Lithothamnium*

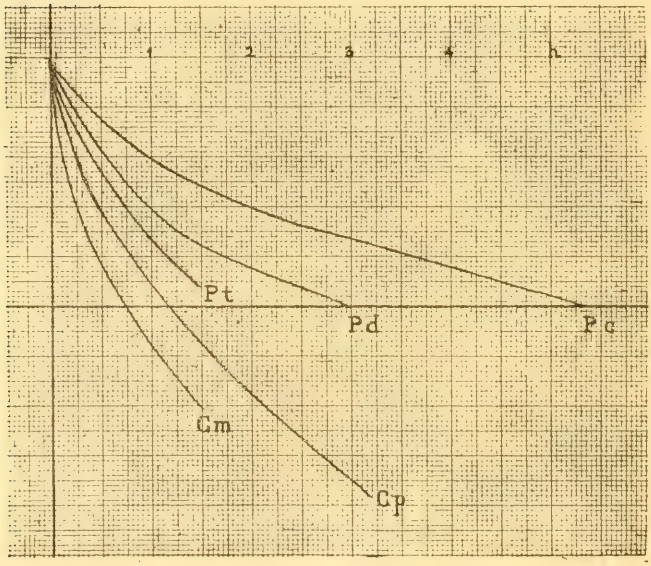


Fig. 207. — Courbes représentant les échanges gazeux de divers Crabes. *Cm*, *Carcinus mænas*; *Cp*, *Cancer pagurus*; *Pt*, *Pisa tedraodon*; *Pd*, *Pirimela denticulata*; *Pc*, *Pagurus cuanensis*.

Exp. 22 août 1898. St-Vaast.

Carcinus mænas Pennant
0gr,85
Le Rhun

Portunus pusillus Leach.
0gr,85
Dragages 20m

Eurynome aspera Pennant
0gr,6
Dragages 20m

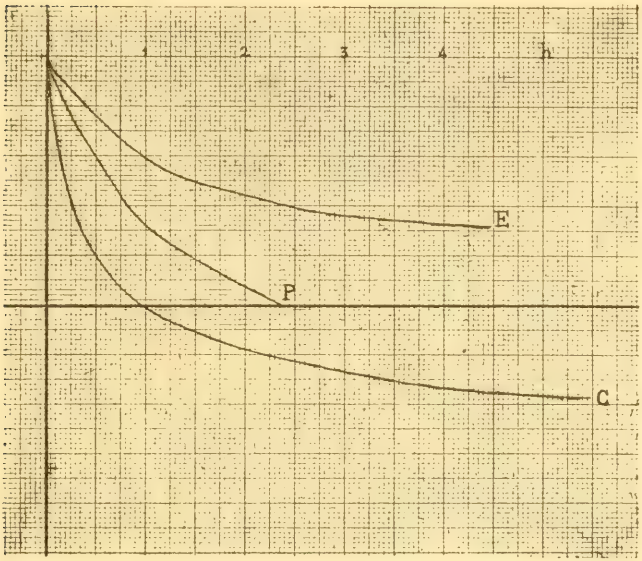


Fig. 208. — Courbes respiratoires de trois Crabes : *C*, *Carcinus mænas* ; *P*, *Portunus pusillus* ; *E*, *Eurynome aspera*.

Exp. 18 août 1898. St-Vaast (Voir fig. 208).

Carcinus mænas Pennant *Ebalia Bryerii* Leach. *Pinnotheres pisum* L.

Dans de l'eau fortement oxygénée, tout Crabe commence à respirer avec une activité assez grande, mais variable suivant les espèces ; au bout d'un certain temps l'eau se charge de CO^2, et la respiration diminue d'intensité ; dans la suite le Crabe, ou bien meurt, ou bien s'adapte à ce milieu, en devenant moins actif et en absorbant évidemment de l'acide carbonique.

J'ai conservé pendant quatre jours trois *Pinnotheres pisum* L. dans quelques centimètres cubes d'eau, le tout enfermé dans un tube scellé avec soin : les mouvements ont persisté pendant trois jours ; le quatrième, ils ont cessé, mais les Crabes sont sortis de leur engourdissement, une fois que, retirés du tube, ils ont été replacés dans de l'eau pure.

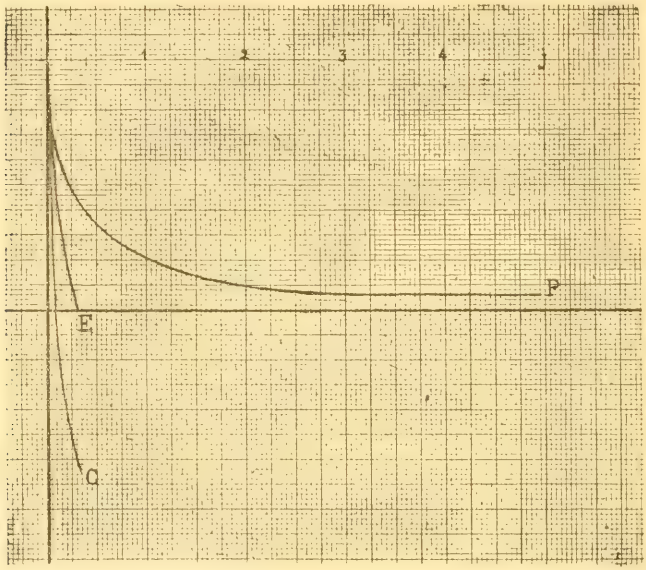


Fig. 209. — Courbes respiratoires de trois Crabes : *C*, *Carcinus mænas* ; *E*, *Ebalia Bryerii* ; *P*, *Pinnotheres pisum*.

Je terminerai par ce dernier fait qui nous montre combien les physiologistes devraient tenir compte des conditions éthologiques relatives aux divers individus sur lesquels ils expérimentent.

CHAPITRE III

Associations pigmentaires.

Après avoir étudié, à propos de la respiration, les associations des parasites avec leurs hôtes et les relations entre les animaux et les plantes, j'ai été conduit à rechercher l'influence des Bactéries sur la respiration, et à me demander si les granules pigmentaires ne peuvent pas être considérés eux aussi comme des plastidules surajoutés aux plastidules normaux de la cellule. J'ai publié ailleurs [D, c, 01], ces considérations d'ordre surtout théorique, qui seraient déplacées ici.

CONCLUSIONS.

Comme je me suis aventuré sur un terrain inexploré, j'ai pu sans trop de peine rassembler beaucoup de faits nouveaux. Bien que ceux-ci concernent surtout la respiration des Crustacés Décapodes, un grand nombre d'entre eux pourront cependant, je l'espère, être utiles à ceux qui effectueront des recherches de *physiologie comparée* et *même* de *physiologie générale ;* une table analytique détaillée, située à la fin de cet ouvrage, permettra de les grouper facilement de diverses manières.

Les résultats les plus importants de ce travail sont contenus dans les chapitres I et V de la première partie, et III et IV de la deuxième.

On trouvera les conclusions relatives à l'*éthologie* à la fin du chapitre Ier, première partie (p. 60 à 63), celles relatives à la *physiologie* du scaphognathite dans les paragraphes 11 et 13 du chapitre V, première partie (p. 158 à 167), et celles concernant la *phylogénie* des Portunidés et des Xanthidés dans les paragraphes 8 du chapitre III, deuxième partie (p. 261 à 271) et 7 du chapitre IV, deuxième partie (p. 313 à 316), et aussi dans le chapitre V, deuxième partie (p. 317 à 322).

Je coordonnerai ici toutes ces conclusions entre elles et avec celles des autres chapitres.

I. 1° J'ai commencé par essayer d'isoler les unes des autres les diverses influences chimiques, physiques (chaleur et lumière), mécaniques et nerveuses qui agissent sur les Crustacés Décapodes.

J'ai montré qu'il fallait placer en première ligne l'influence des *agents chimiques*, et j'ai attiré l'attention sur deux facteurs éthologiques de première importance : l'ammoniaque et l'acide carbonique.

De minimes variations de la *température* entraîneraient par l'intermédiaire des organismes vivants, en particulier des Bactéries, des modifications chimiques importantes.

La *lumière* aurait naturellement aussi son influence sur les phénomènes chimiques. J'ai été conduit à faire un certain nombre

d'expériences, les unes relatives à la sensibilité des téguments et de l'œil (celle-ci serait en rapport direct avec la pigmentation), les autres relatives à l'effet de l'éclairement sur l'activité musculaire (phénomènes d'inhibition, etc.).

Les *adaptations* dites *mécaniques* à la vie fouisseuse et à la vie pagurienne sont bien intéressantes, car chez les Crustacés qui les ont subies, il est assez difficile de démêler la part des influences chimiques (poisons de la fatigue, etc.) et celle des réflexes nerveux qui ont pour point de départ les poils tactiles périphériques.

2° J'ai cherché à expliquer les erreurs d'observation ou d'interprétation de savants tels que Milne-Edwards et Garstang, en montrant la complexité du *problème de la circulation de l'eau dans la chambre branchiale*; à côté des *données* purement *mécaniques*, il y a les *données biologiques*, et il importe absolument de retenir que les muscles de la lamelle respiratoire (scaphognathite), où aboutissent une foule de réflexes, sont excessivement sensibles à la fatigue et aux divers agents chimiques, physiques et mécaniques.

3° Les *renversements du courant respiratoire* auraient pour conséquence immédiate le soulagement des muscles respiratoires (1). Or, j'ai trouvé ces renversements chez les quatre-vingts espèces de nos côtes que j'ai étudiées sur le vivant, ce qui me fait considérer le *phénomène* comme *absolument général* chez les Crustacés Décapodes.

Ces renversements ont lieu avec des *modalités différentes*, suivant les groupes et suivant les influences agissantes; ils *s'accentuent*, soit comme intensité, soit comme fréquence, soit comme durée, *chez les formes actives*, et diminuent chez les formes sédentaires; à mesure que l'on avance dans les diverses branches de l'arbre phylogénétique, on constate qu'en même temps que la carapace se raccourcit d'avant en arrière et s'élargit, les renversements ont une tendance marquée, soit à la répétition (mouvements oscillatoires des Scyllares et des Oxystomes), soit à l'allongement des périodes (courants inverses prolongés des Porcellanes et des Crabes fouisseurs et littoraux, etc.).

(1) Le raccourcissement antéro-postérieur de la carapace a le même effet; parfois la carapace est mobile (Galathées, etc.) et ses mouvements suppléent quelque peu ceux du scaphognathite.

4° Les réflexes aboutissant au scaphognathite sont ASSOCIÉS à un certain nombre d'autres réflexes qui eux concernent : *a*) d'autres appendices : pattes-mâchoires (exopodites et épipodites), pattes ambulatoires (endopodites) se transformant en pattes nettoyeuses, et aussi *b*) les muscles moteurs de la carapace céphalo-thoracique (Homaridés) et de l'abdomen.

5° Les *mouvements des exopodites* des pattes-mâchoires *suppléent* dans une certaine mesure *ceux du scaphognathite*, avec lesquels ils offrent de nombreuses analogies.

6° *Les mouvements des épipodites et des pattes nettoyeuses ont, par suite des frottements exercés, une grande influence sur la forme générale (Voir p. 189) et sur l'ornementation de ces organes (p. 190)* : les frottements des deux surfaces chitineuses l'une contre l'autre ayant manifestement pour conséquence de développer, à la longue, suivant les points et les lignes de tangence, des hypertrophies variées.

7° Le courant respiratoire semble aussi agir directement sur la fonction chitinogène des parois le long desquelles il coule (Voir note p. 322) : chez les Crustacés qui présentent des renversements fréquents, les pièces buccales se transforment de manière à constituer des orifices filtrants (rôles de la lacini des pattes-mâchoires internes et des méropodites des pattes-mâchoires externes), tandis que chez les Crustacés fouisseurs, les antennes, les orbites, le front, les pattes-mâchoires elles-mêmes subissent des hypertrophies variables résultant des frottements contre le sable (constitution d'une *chambre prostomiale*).

II. 8° J'ai suivi chez les Crabes, dans le détail, toutes les *modifications de la chambre prostomiale et des lacini des pattes-mâchoires* (interprétations physiologiques des *lobes* dits *portuniens*). (Voir p. 244, 285 et 294).

9° Une chambre prostomiale développée donne une physionomie toute spéciale à un certain nombre de Crabes que l'on a rassemblés dans une même famille celle des Corystidés ; il y aurait peut-être entre ces Crabes un parenté factice : les ressemblances pouvant être dues à des *convergences adaptatives*.

10° En effet chez les Portunidés, où, comme je l'ai montré, les formes les moins spécialisées *(Portunnoïdes Garstangi)* n'offrent

aucune trace de chambre prostomiale, on voit une pareille chambre se constituer progressivement chez les *Portumnus* et les *Platyonichus* qui s'adaptent à la vie fouisseuse et qui ont subi des réductions branchiales qui n'existent pas chez les *Portumnoïdes* et les Carcins ; en redevenant nageurs, les Crabes fouisseurs donnent les Neptunes pélagiques.

En établissant le phylum *Platyonichus-Neptunus* (sur de nombreux caractères) j'ai été conduit à grouper les divers genres de la famille des Portunidés d'une façon toute nouvelle (p. 270).

11° Chez les Xanthidés, j'ai étudié dans le détail toutes les formes à caractères primitifs ou isolées (Panopées, *Pseudozius Bouvieri* M.-Edw., ..., *Carpilius*, *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw.,- .....) qu'on avait laissées complètement dans l'ombre jusqu'ici, et j'ai essayé de montrer que tous les Xanthidés (y compris les Catométopes) qui ne ressemblent pas de près aux *Xantho* dérivent d'ancêtres voisins de ceux des Portunidés, c'est-à-dire non Corystidiens, tandis que les Xanthes et formes voisines semblent constituer un phylum distinct abondamment ramifié dès la base, et dans lequel on retrouve à l'état d'ébauche des caractères corystidiens.

12° Seuls, parmi tous les Crabes, les Cancéridés dériveraient de formes nettement corystidiennes, les *Atelecyclus*.

13° J'ai donc été conduit à repousser l'*opinion de* Ortmann, presque classique maintenant, qui considère les Corystidés comme les ancêtres communs de presque tous les Crabes. Je pense différemment : l'adaptation corystidienne se serait manifestée chez un certain nombre de Crabes, peu différenciés naturellement, mais appartenant déjà à divers phylums de l'arbre généalogique.

III. 14° Si le phénomène du renversement, intéressant par lui-même au point de vue physiologique, peut expliquer chez les Crabes un certain nombre de modifications morphologiques utilisées jusqu'ici pour la classification et la spécification, il peut encore rendre compte d'un certain nombre de phénomènes biologiques, et en particulier expliquer le *mécanisme de l'infection parasitaire chez les Crustacés Décapodes*, et les *allures variées des divers Crustacés suivant les zones qu'ils habitent.*

Tel est le résumé très succinct de ce livre : j'y ai accumulé des faits nombreux, mais, en même temps, j'ai essayé de les coordonner et d'en tirer des conclusions en vue de la résolution de deux grands problèmes de la biologie générale : celui du *mécanisme même de l'évolution*, celui des *relations entre les divers êtres vivants.*

A. — Mécanisme de l'évolution. — 1° Si les variations thermiques, *amplifiées* en quelque sorte par l'intermédiaire des êtres vivants, des Bactéries en particulier, donnent lieu à des variations chimiques beaucoup plus intenses, — à leur tour *des variations chimiques, même minimes, peuvent avoir un retentissement considérable sur les muscles de l'organisme,* et en particulier sur les muscles respiratoires.

Ceux-ci sont composés de fibres striées étalées en éventail sous une mince enveloppe de chitine baignée par le courant d'eau, et susceptibles d'absorber très facilement, tant dans le sang que dans l'eau de mer, les substances chimiques qui y sont contenues.

Or, comme Loeb l'a montré, il suffit de quantités infinitésimales d'acides pour simplifier, par voie de dédoublements, certaines molécules organiques constitutives de la fibre musculaire, et pour augmenter ainsi d'une façon considérable la tension moléculaire interne de l'élément, et changer finalement les échanges osmotiques.

En résumé, *des quantités* INFINITÉSIMALES *de certaines substances chimiques, apparaissant dans le milieu extérieur ou dans le milieu intérieur souvent à la suite de variations thermiques* IMPERCEPTIBLES, *modifient d'une façon considérable les mécanismes musculaires, et par suite les mécanismes respiratoires.*

2° Les changements dans les mécanismes musculaires et respiratoires entraînent à leur tour des modifications chimiques internes (poisons de la fatigue, oxygénation plus ou moins intense, ...) qui se manifestent soit en modifiant la pigmentation, soit en modifiant la chitinisation.

3° Dans tous les cas, la chitine offre une assez grande sensibilité aux actions mécaniques (frottements divers) et chimiques (note p. 322) et *finalement les variations morphologiques sont souvent la conséquence de variations chimiques infiniment petites.*

On voit, d'après cela, *que je considère l'évolution d'un Crustacé comme le résultat à la fois des influences physico-chimiques*

(molecular action, physiogénèse) et des influences mécaniques (molar action, kinétogénèse), — et que je suis loin d'être de l'avis de COPE, *le chef de l'école néo-lamarckienne, qui admet que l'évolution d'un animal relève surtout de la kinétogénèse*; CHEZ L'ANIMAL, COMME CHEZ LA PLANTE, L'ÉVOLUTION EST AVANT TOUT PHYSIOGÉNÉTIQUE.

B. — Relations des êtres entre eux. — Le *scaphognathite* étant un *appareil amplificateur des modifications chimiques extérieures*, m'a permis d'explorer ce milieu, et de me rendre compte des *phénomènes de lutte et d'union chimiques* qui se passent entre les divers êtres qui y vivent.

C'est ainsi que j'ai montré que les animaux marins qui habitent loin des Algues vertes, de la chlorophylle non mélangée en un mot (animaux des fonds coralligènes et des récifs coralliens sans doute), se comportent comme les plantes elles-mêmes, c'est-à-dire se mettent à absorber de l'acide carbonique, sans doute à l'aide de leurs granules pigmentaires.

C'est là un nouveau rapprochement entre les animaux et les végétaux.

Ainsi les faits les plus minimes en apparence que l'on recueille en effectuant des recherches de *physiologie comparée*, même dans d'étroites limites, peuvent conduire à des faits importants touchant aux hautes questions de la *physiologie générale*.

BIBLIOGRAPHIE.

NOTA. — La bibliographie concernant la respiration des Crustacés Décapodes comprendrait seulement quelques indications; mais j'ai été conduit au cours de mes recherches physiologiques à consulter des ouvrages et des notes relatifs, — les uns à la distribution géographique, aux mœurs, à la systématique, à la classification et à la phylogénie, etc., des Décapodes, — les autres à des questions de biologie marine, à la technique physiologique. J'indiquerai donc ici les documents dont je me suis servi, et je les grouperai dans un ordre systématique, espérant ainsi être utile à ceux qui aborderaient, comme je l'ai fait, des questions de physiologie comparée.

A. Monographies.

99. COUTIÈRE (H.). — Les *Alpheidæ*, morphologie externe et interne, formes larvaires, bionomie. *Thèse Faculté Sciences Paris*, 1899, in *Annales Sciences Naturelles*, Zoologie, 8e s., t. 9, p. 1-559, 409 fig., pl. 1-6.

95. HERRICK (F.-H.). — *The American Lobster*. A Study of its Habits an Development. With. pls. Washington, 1895, gr. in-8°, 252 p.

B. Distribution géographique; faunes; migrations.

88. BATE (C.-SPENCE). — Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger. Report on the *Macrura*, vol. 24, Edinburgh, 1888.

53. BELL (Th.). — A History of the British Skalk-Eyed Crustacea. London, 1853, 386 p.

99. BOHN (G.). — Des migrations saisonnières dans le Bassin d'Arcachon. Crustacés Décapodes (septembre et octobre 1898). *Travaux des Laboratoires de la Société scientifique et Station zoologique d'Arcachon*, 1898-99, p. 123-126.

BOUVIER (E.-L.). — [Voir MILNE-EDWARDS].

96. CAULLERY (M.). — Résultats scientifiques de la campagne du « Caudan » dans le golfe de Gascogne, août-septembre 1895; fasc. II: Crustacés Schizopodes et Décapodes. *Annales de l'Université de Lyon*, 1896, p. 361-419, pl. 13-17.

72. Fischer (Paul). — Crustacés podophthalmaires du département de la Gironde et des côtes S.-O. de la France. *Actes Société Linnéenne de Bordeaux*, XXVIII.

94. Garstang (W.). — Faunistic Notes at Plymouth during 93-94, with Observations on the Breading Seasons of Marine Animals and on the Periodic Changes of the Floating Fauna. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdon*, nw. s., vol. III, nº 3.

89. Gourret (P.). — Révision des Crustacés podophthalmaires du golfe de Marseille, suivie d'un essai de classification de la classe des Crustacés. Marseille, 1889, in-4º, 212 p., 18 pls. *Annales du Musée d'Histoire naturelle de Marseille*, Zoologie, tome 3, mém. 5.

50. De Haan (W.), in Siebold (Ph. Fr. de). Fauna japonica, sive descriptio animalium, quæ in itinere per Japoniam jussu et auspiciis superiorum, qui summum in India Batava imperium tenent, suscepto, annis 1823-1830 collegit, notis, observationibus et adumbrationibus illustr. conjuctis studiis C. J. Temminck et H. Schlegel pro vertebratis atque W. de Haan pro invertebralis elaborata. Regio auspiciis edita. Lugduni Batavorum 1833-1842. Crustacea, 1850.

63. Heller (C.). — Die Crustaceen des Südlichen Europa. Crustacea podophthalmata. Mit einer Ubersicht über die horizontale Verbreitung sämmlicher europäischen Arten. Wien, 1863.

88. Henderson (J.-R.). — Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-1876; Zoology. Report on the Crustacea Anomura, vol. 27, Edinburgh, 1888.

86. Kœhler (R.). — Faune littorale des Iles Anglo-Normandes. *Annales Sciences naturelles*, Zoologie, 6e s., t. 20.

18-21. Leach (W.-E.). — Malacostraca podophthalmata Britanniæ, or a monograph of the british Crabs, Lobsters, Prawns, and others Crustacea with pedunculated eyes. London, 1818-1821.

38. Macleay (W.-S.). — On the brachyurous Decapod Crustacea brought from the Cape by Dr Smith. *Ill. of the Annulosa of South Africa*, 1838.

86. Miers (E.-F.). — Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger. Report on the Brachyura, vol. 17, Edinburgh, 1886.

94. Milne-Edwards (A.) et Bouvier (E.-L.). — Les Crustacés Décapodes (Brachyures et Anomoures). Résultats des campagnes scientifiques accomplies sur son yacht, l'Hirondelle, par Albert Ier (Monaco), publiés sous sa direction, avec le concours du baron J. de Guerne, fasc. VII, 1849.

00. Milne-Edwards (A.) et Bouvier (E.-L.). — Crustacés, Décapodes, Brachyures et Anomoures. Expéditions scientifiques du Travailleur et du Talisman (1880-88). Paris, Masson; 396 p., 32 pl.

83. Marion (A.-F.). — Esquisse d'une topographie zoologique du golfe de Marseille. *Annales du Musée d'Histoire naturelle de Marseille*, Zoologie, tome Ier, mém. 1, 108 p., 1 carte.

83. Marion (A.-F.). — Considérations sur les faunes profondes de la Méditerranée d'après les dragages opérés au large des côtes méridionales de France. — *Ibidem*, mém. 2, 50 p.

82. Smith (S.-J.). — Blake, report on the Crustacea. — *Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. X, nº 1, 1882.

16. Risso. — Histoire naturelle des Crustacés des environs de Nice. 1 vol, in-8°, Paris, 1816.

26. Risso. — Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale. 5 vol. in-8°, Paris, 1826.

C. Mœurs.

89. Aurivilius (Carl. W. S.). — Die Maskirung der oxyrrhynchen Dekapoden, durch besondere Anpassungen ihres Körperbaues vermittelt. Eine biologisch-morphologische Studie. Der schwedischen Akademie der wissenschaften vorgelegt den 10 october 1888. *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, Bandet 23, n° 4 (71 s., 5 taf.). Stockholm, 1889.

98. Bohn (G.). — De l'enfouissement chez les Homaridés et les Thalassinidés. *C. R. Académie Sciences Paris*, t. 127, p. 781-783, 14 novembre 1898.

99. Bohn (G.). — Des adaptations des pattes thoraciques chez les Homaridés. *Travaux des Laboratoires de la Société scientifique et Station zoologique d'Arcachon*, 1898-99, p. 114-122.

99. Bohn (G.). — Du rôle des poils dans l'enfouissement des « Atelecyclus ». *Ibidem*, p. 106-113.

91. Bouvier [Voir Milne-Edwards].

92. Bouvier (E.-L.). — Observations sur les mœurs des Pagures faites au laboratoire de Saint-Vaast-la-Hougue pendant le mois d'août 1891. *Bull. Soc. Philom. Paris*, 8e s., t. III, p. 5-9.

76. Catta. — Note sur quelques Crustacés erratiques. *Annales des Sciences naturelles*, Zoologie, 6e s., t. 3, art. 1, 2 pl.

96-97. Garstang (W.) — [Voir Respiration].— Indique : Gosse (P. H.).

69. Lafont (A.). — Journal d'observations faites sur les animaux marins du bassin d'Arcachon pendant les années 1866, 1867, 1868, Bordeaux, 1869.

91. Milne-Edwards (A.) et Bouvier (E.-L.). — Sur les modifications que subissent les Pagures suivant l'enroulement de la coquille qu'ils habitent. *Bull. Soc. Philom. Paris*, 8e s., t. III, p. 151-153.

Naples. — Guide pour l'aquarium de la Station zoologique de Naples.

94. Racovitza. — Sur les mœurs du *Pilumnus hirtellus*. Notes de Biologie. II. *Arch. Zool. Expér.*, 1894.

28. Roux (P.). — Crustacés de la Méditerranée et de son littoral. Paris et Marseille, 1828, in-4°.

D. Physiologie et anatomie.

D. a. Respiration.

93. Allen (J.). — On the structure of the Gills of. *Palæmonetes varians. Q. J. Micr. Sc.*, (3), t. 34.

53. Bell. — [Voir B.]. Introduction, p. xxxvi, xxxvii, xxxviii.

83. Boas (E.-J.). — Studien über die Verwandtschaftsberich, der Malakostraken. *Morph. Jahrb.*, Bd. VIII, Hft. 4, p. 485-579, 4 pl.

97. Bohn (G.).— Sur la respiration du *Carcinus maenas* Leach. *C. R. Académie Sciences Paris*, t. 125, p. 441-444, 13 septembre 1897.

97. Bohn (G.). — Sur le renversement du courant respiratoire chez les Crustacés Décapodes. *Ibidem*, p. 539-522, 11 octobre 1897.

99. Bohn (G.). — [Voir C., Mœurs des *Atelecyclus*].

99. Bohn (G.). — Du rôle des exopodites dans la production du courant respiratoire chez les Crustacés Décapodes *C. R. Société Biologie Paris*, (11), t. 1, p. 281-283.

87. Bonnier. — [Voir Giard].

91. Bouvier (E.-L.). — Sur les branchies des Paguriens. *Annales Sciences Naturelles*, Zoologie, 7e s., t. 11, p. 400.

99. Bouvier (E.-L.). — Sur les voies respiratoires des crabes oxystomes de la tribu des *Cyclodorippæ* (Ortmann). — *Bull. Soc. Philom. Paris*, 9e s., t. I, p. 122-23.

86. Claus (C.). — Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen *Arbeit Zool. Instit. Wien*, Bd. 6, Hft. 1, p. 1-108 ; 7 taf. A part : Wien, 1885.

91. Fredericq. — Sur la physiologie de la branchie. *Arch. Zool. Expér.*, (2), t. 9, 1891. [Voir 1884, *Arch. Zool. Expér.*].

96. Garstang (W.). — The Habits and Respiratory Mechanism of *Corystes cassivelaunus* (Contributions to Marine Bionomics I). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdon*, nw. s., vol. IV, n° 8, août 1896.

97. Garstang (W.).— The systematic Features, Habits, and Respiratory Phenomena of *Portumnus nasutus* Latreille. (Contr. to Mar. Bion. III). *Ibidem*, n° 4, mars 1897.

98. Gastang (W.). — On some modifications of structure subservient to respiration in Decapod Crustacea which burrow in Sand ; with some remarks on the utility of specific characters in genus *Calappa*, and the description of *Albunea*. *Q. J. Micr. Sc.*, (20), vol. 40, p. 211-232, XII-XIV.

87. Giard (A.) et Bonnier (J.). — [Voir *D*, *f*], p. 199, note.

76. Jobert. — Recherches sur l'appareil respiratoire et le mode de respiration de certains crustacés Brachyures (Crabes terrestres). *Annales Sciences Naturelles*, Zoologie, 6e s., t. 4., art. 3.

39. Milne-Edwards (H.). — Recherches sur le mécanisme de la respiration chez les Crustacés. Lues à l'Académie des Sciences le 8 novembre 1838. *Annales Sciences Naturelles*, Zoologie, 2e s., t. 2, p. 129-142, 1839.

57. Milne-Edwards (H.). — Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. VII. 11e leçon. Organes de la respiration dans l'embranchement des Entomozoaires, p. 128-143.

80. Müller (Fritz). — Die Putsfüsse der Kruster. *Kosmos*, 4e année, p. 148-152.

D. b. Circulation.

27. Audouin et Milne-Edwards (H.). — Recherches anatomiques et physiologiques sur la circulation chez les Crustacés. *Annales Sciences naturelles*, 1827.

95. Jolyet (F.) et Viallanes (H.). — Contributions à l'étude du sang et de sa circulation chez les Arthropodes. *Bulletin Société scientifique et Station zoologique d'Arcachon*, 1895, p. 13-30.

D. c. Excrétion et pigmentation.

01. Bohn (G.). — De l'évolution du pigment. *Scientia*, série biologique n° 11, Paris, février 1901.

94. Cuénot (L.). — Etude physiologique sur les Crustacés Décapodes. *Archives de Biologie*, 13, 1893-95, p. 245-303.

92. Malard (A.-E.). — Influence de la lumière sur la coloration des Crustacés. *Bull. Soc. Philom. Paris*, 8e s., t. IV, n° 1, p. 15.

98. Newbigin (M.-J.). — The pigment of the Decapod Crustacea. *Journ. Phys. Cambridge*, vol. 21, p. 237-257.

D. d. Réflexes nerveux.

93. Jolyet (F.) et Viallanes (H.). — Recherches physiologiques sur le système nerveux accélérateur et modérateur du cœur chez le Crabe. *Travaux du laboratoire de M. Jolyet à la Faculté de Médecine de Bordeaux et à la Station zoologique d'Arcachon*, II, 1892-93.

61. Mac Intosh (W.-C.). — Observations and experiments on the *Carcinus mœnas*. Prize thesis, London, 1861.

80. Plateau (F.). — Recherches physiologiques sur le cœur des Crustacés Décapodes. *Archives de Biologie*, t. Ier, 1880, p. 505-695.

86. Varigny (H.-C. de). — Recherches expérimentales sur la contraction musculaire chez les Invertébrés. *Thèse Faculté Sciences Paris*, 1886, in *Arch. Zool. expér.* (2), t. 3bis.

87. Varigny (H.-C. de). — Recherches expérimentales sur les fonctions du cœur chez le *Carcinus mœnas*. *Journal de l'Anatomie*, 1887.

79. Yung. — De la structure intime et des fonctions du système nerveux central chez les Crustacés Décapodes. *Thèse Faculté Sciences Paris*, 1879, in *Arch. Zool. expér.*, VII, p. 400-534.

D. e. Chitinisation.

63. Mac Intosh (W.-C.). — On the Hairs of *Carcinus mœnas* (With 2 Pl.). *Trans. Linn. Soc. London*, vol. 24, 1863, p. 79-100.

82. Vitzou (A.-N.). — Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacés Décapodes. *Thèse Faculté Sciences Paris*, 1882.

D. f. Parasites.

00. Bonnier (J.). — Contributions à l'étude des Epicarides : Les Bopyridæ. *Thèse Faculté Sciences Paris*, 1900.

87. Giard (A.) et Bonnier (J.). — Contribution à l'étude des Bopyriens. *Travaux de l'Institut zoologique de Lille et du laboratoire de Zoologie maritime de Wimereux (Pas-de-Calais)*, t. V, 1887.

D. g. Variations.

91. Bouvier (E.-L.). — Etude de quelques Paguriens recueillis par M.-J. de Guerne sur les côtes de France et de Norvège. *Mém. Société zoologique de France*, t. IV, p. 329 (variations du *Diogenes pugilator* Roux).

E. Systématique (voir aussi Faunes).

88. Bonnier (J.). — Les *Galatheidæ* des côtes de France. *Bulletin scient. France et Belgique*, IIIe s., 1re année, n° 4-8, p. 121-181.

96. Bouvier (E.-L.). — Les Pagurinés des mers d'Europe. Tableau dichotomique des genres et des espèces. *Feuille des jeunes Naturalistes*, IIIe s., 26e année, n° 307, p. 125-128, p. 151-155, 12 fig.

98. Bouvier (E.-L.). — Sur les Xanthes *(Xantho)* des mers d'Europe. *Feuille des jeunes Naturalistes*, IIIe série, 28e année, n° 332, p. 133-137, 9 fig. (3 sp.).

58-61. Milne-Edwards (A.). — Études zoologiques sur les Crustacés récents de la famille des Portuniens. *Archives du Muséum d'Histoire naturelle*, t. X, p. 309-428, 11 pl.

65. Milne-Edwards (A.). — De la famille des Cancériens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle*, t. I, p. 177-308, 9 pl. (1 col.).

34. Milne-Edwards (H.). — Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux. *(Suite à Buffon)*, 3 vol., Paris, 1834.

94. Ortmann. (A.). — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums, mit besonderer Berücksichtigung der von Hern Dr. Döderlein bei Japan und bei den Liu-Kiu-Inseln gesammelten und zur Zeit im Strassburger Museum auf bewahrten Formen. — Brachyura (vi, vii, viii) *Zoologische Jahrbücher* (Systematik), Bd. 7, s. 23-88, 411-494, 683-772, taf. 3, 17, 21, 23.

F. Classification et phylogénie.

80. Boas (F.-E.-V.). — Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. *Vid. Selsk. Skr. 6 Rack. Naturv. og. Mathem.* Afd I, Bd II, 1880, p. 23-210, pl. I-VII (résumé français, p. 163-210). Tiré à part : Kjobenhavn, Host, 1880.

95. Bouvier (E.-L.). — Recherches sur les affinités des Lithodes et des Lomis avec les Paguridés. *Ann. des Sciences naturelles*, Zoologie, 7e s., t. 18, p. 157-213, pl. 11-13, 1894-95.

97. Bouvier (E. L.). — Sur l'origine homarienne des Crabes : étude comparative des Dromiacés vivants et fossiles. *Bulletin Soc. Philom. Paris*, (8e s.), t. VIII, no 2-4, p. 34-108, 43 fig.

98. Bouvier (E. L.). — Sur la classification, les origines et la distribution des Crabes de la famille des Dorippidés. *Ibidem*, 8e s., t. IX, p. 54-70.

97. Garstang (W.). — The Function of antero-lateral Denticulations of the Carapace in Sand burrowing Crabes (Contributions to Marine Binomics, II). *J. of the Marine Biological Association of the united Kingdon*, nw s., vol. IV, no 4, mars 1897.

Ortmann. — [Voir Systématique].

Perrier (Ed.). — Traité de Zoologie, fasc. III, Paris.

G. Biologie marine.

98. Bohn (G.). — De l'absorption de l'anhydride carbonique par les Crustacés Décapodes. *C. R. Société Biologie Paris* (10), t. 5, p. 1008-1010.

98. Bohn (G.). — Variations des échanges gazeux chez les Crustacés Décapodes suivant la saison, l'habitat, la taille des animaux. *Ibidem*, 1011-1013.

99. Bohn (G.). — De l'importance de l'ammoniaque comme facteur éthologique. *Ibidem*, (11), t. I, p. 281-283.

01. Bohn (G.). — [Voir D., c], Introduction et chapitre X.

Buchanan. — Sur l'alcalinité des eaux de l'Atlantique et de la Méditerranée. *C. R. Académie Sciences Paris*, t. 116, p. 1321.

85. Dittmar (W.).— Report on Researches into the Composition of Ocean-Water collected by H. M. S. Challenger, during the years 1873-76. (II. Physics and chemistry, vol. I, Part. I).

98. Giard. — De la calcification hibernale. *C. R. Société Biologie Paris* (10), t. 5, p. 1013-1015.

79. Tornoe. — Resultate der norwegischen Nord—meer expedition. *Journal für praktische Chemie*, 2e s., t. 19, p. 401 à 433, et t. 19, p. 44-76.

98. Vernon. — The Relation between marine Animal a Vegetable Life. *Mittheilungen aus der Zool. Station Neapel*, 1898.

H. Technique.

77. Jolyet (F.) et Regnard (P.).— Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. *Arch. de Physiol. norm. et path.*, 2e s., t. 4, p. 44-62 et p. 584-633.

TABLE ANALYTIQUE.

A. — Animaux étudiés ou signalés

(Crustacés, Parasites, Hôtes).

	1re partie	2e partie	3e partie
Acanthonyx lunulatus Risso.	I 2. (1)		
Achelous.			
A. orbicularis Richter.		III 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8.	
A. spinimanus.		III 3.	
Actæa.		IV 2, 7.	
A. fossulata Girard.		IV 2, 3.	
A. granulata Audouin.		IV 2.	
A. hirsutissima Rüppel.		IV 2.	
A. rufopunctata Milne-Edwards.		IV 2, 3.	
A. rugata White.		IV 2, 3.	
Alphéidés.	I 4, 5. II. VII 2. VIII 1.		I 2.
Alpheus.	VII 2. VIII 1.		
A. dentipes Guérin.	I 4, 6.		
A. Edwardsi Audouin.	V 3.		
A. strenuus Dana.	II.		
A. ruber Milne-Edwards.	I 4.		
Amphitrite hastata Linné.		III 1, 2, 3, 4, 7.	
Aristeus antennatus.	VII 1, 2.		
Ascidiella aspersa.			I 2.
Astacus fluviatilis Auct.	I 5. V 4. VII 3.		
Atelecyclus.	V 13. IX.	I.	
A. heterodon Leach.	I 8. V 6. VI.		
A. 7-dentatus Montagu.		I.	
Atergatis floridus Rumphius.		IV 3.	
Athanas nitescens Leach.	I 4. V 3. VII 2. VIII 1.		
Bathynectes superba Costa.		III 1, 8.	
Bopyridés.			I 1, 2.
Botrylloïdes, *Botryllus.*			I 2.
Brachyures.	II.		I 2.
Branchipus.	II.		
Calappa granulata Linné.	I 8. V 6. VI. IX.		
Callianassa subterranea Montagu.	I 5. V 4. VII 3. VIII 2.		I 2.

(1) Les chiffres romains indiquent les chapitres, les chiffres arabes les paragraphes.

	1re partie	2e partie	3e partie
Callinectes diacanthus LATREILLE.		III 1, 2, 3, 4, 6, 7.	
Calocaris.	I 5.		
Cambarus.	I 5.		
Cancellus.	I 6.		
Cancéridés.	I 9.	II	
Cancer.	I 9. V 13.	II.	
C. borealis STIMPSON.		II.	
C. dentatus BELL.	I 9.	II.	
C. irroratus SAY.		II.	
C. Novæ-Zelandiæ LUCAS.		II.	
C. pagurus LINNÉ.	IV 5, 7. V 6. VI. VII 4.	II.	II.
C. productus RANDALL.		II.	
Cancricepon elegans GIARD et BONNIER.			I 2.
C. pilula GIARD et BONNIER.			I 2.
Cancrion floridus GIARD et BONNIER			I 2.
C. miser GIARD et BONNIER.			I 2.
Carcinus mænas PENNANT.	I 10, 11. IV 5, 7. V 7, 8. VI.	III 1, 2, 3, 6, 7, 8.	I 1, 2. II.
Cardium edule.	I 11.		I 2.
Caridina.	I 4. VII 2. VIII 1.		
Caridion.	VIII 1.		
Carpilodes tristis DANA.		IV 3, 7.	
Carpilius.		IV 3	
C. convexus FORSKAL.		IV 3.	
C. maculatus LINNÉ.		IV 3.	
Catoptrus nitidus A. MILNE-EDWARDS.		IV 5.	
Cepon.			I 2.
Cerataspis.	II.		
Cheirothrix.	VIII 1.		
Chlorodius.		IV 3, 7.	
Clibanarius misanthropus RISSO.	I 6. V 5. VIII 4.		I 2.
Corystes cassivelaunus PENNANT.	I 8. V 6, 13.	I.	
Corystidés.		I. III 6.	
Corystoïdes abbreviatus MILNE-EDWARDS.		I.	
Crangon vulgaris LINNÉ.	I 4. V 3. VIII 1.		I 2.
Curtonotus longimanus DE HAAN.		IV 5.	
C. vestitus DE HAAN.		IV 5.	
Cyclodorippæ ORTMANN.	V 11.		
Cycloxanthus 16-dentatus MILNE-EDWARDS.		IV 1, 7.	
C. californensis RATHBUN.		IV 1.	
Décapodes.	I 3. II.		
Diogenes pugilator ROUX. (= *D. varians* HELLER).	I 6. V 5. VI. VIII 4. IX.		
Dorippe lanata BOSC.	I 8.		
Doropygus.			I 2.
Dromia vulgaris MILNE-EDWARDS.	I 8. II. V 6. VI. VII 3.		
Dromiacés.	I 8. V 13.		
Ebalia.	I 2, 8. V 6.		
E. Bryerii LEACH.	I 8. V 6. IX.		II.

	1re partie	2e partie	3e partie
E. Costæ HELLER.	I 8.		
E. Cranchi LEACH.	I 8.		
E. nux. NORMAN.	I 8.		
E. Pennanti LEACH.	I 8.		
Entoniscidés.			I 2.
Epixanthus frontalis MILNE-EDWARDS.		IV 4, 5, 7.	
Eriphia spinifrons HERBST.	I 2, 11. V 8.	IV 3, 7.	
Ethusa mascarone HERBST.	I 8.		
E. granulata NORMAN.	I 8.		
Etisodes.		IV 7.	
Etisus.		IV 7.	
Eucratoplax guttata A. MILNE-EDWARDS.		IV 5.	
Eucopéidés.	II.		
Eucyphotes.	I 3, 4. II. V 3. VII 2.		I 2.
Eupagurus.			
E. anachoretus RISSO.	I 6. V 5. VI. VIII 4.		
(= *E. pictus* MILNE-EDWARDS).			
E. bernhardus LINNÉ.	I 1, 6. V 5. VI. VIII 4.		I 2.
E. cuanensis THOMPSON.	I 2, 6. V 5.		II.
E. Prideauxi LEACH.	I 6.		
E. sculptimanus LUCAS.	I 6.		
Eurycarcinus.		IV 4.	
Eurynome aspera PENNANT.	I 2, 12. V 10.		II.
Eurypanopeus planissimus STIMPSON.		IV 5.	
Eurytium limosum SAY.		IV 4, 5.	
Euxanthus mamillatus MILNE-EDWARDS.		IV 2, 3, 7.	
Galathea (voir GALATHÉIDÉS).			
G. intermedia LILLJEBORG.	I 7.		I 2.
G. squamifera LEACH.	I 7. V 4. VIII 3.		I 2.
G. strigosa FABRICIUS.	I 7. V 4. VI. VII 3.		I 2.
Galathéidés.	I 7. II. V 4. VII 3. VIII 3.		
Gebia (voir aussi UPOGEBIA).	VII 3. VIII 2.		
G. deltura LEACH.	I 5. V 4.		
Geryon.		IV 6.	
Gigantione Bouvieri BONNIER.			I 2.
Glyptoplax pugnax. S.-J. SMITH.		IV 5.	
Goniosoma.		III.	
G. anisodon DE HAAN.		III 1, 6, 7, 8.	
G. erythrodactylum LAMARCK.		III 3.	
G. miles DE HAAN.		III 1, 3, 7.	
Gonoplax rhomboïdes ROUX.	I 1, 2.		II.
Grapsidés.	I 11.		
Grapsion cavolini GIARD.			I 2.
Grapsus (voir *Pachygrapsus*).			
Gyge branchialis CORNALIA et PANCERI.			I 1, 2.
G. galatheæ BATE et WESTWOOD.			I 2.
Heteractaea lunata M.-EDW. et LUCAS.		IV 2, 7.	
Hippolyte (voir aussi *Virbius*).	I 4. II. VIII 1.		
H. Cranchi LEACH (*H. crassicornis* M.-EDWARDS).	I 4, 6.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Hippolytidés.	I 4. VII 2. VIII 1.		I 2.
Homaridés.	I 5, 9. V 4. VI. VII 4. VIII 2.		I 2.
Homarus vulgaris MILNE-EDWARDS.	I 5. II. V 4. VI. VII 3. VIII 2.		
Homolodromia MILNE-EDWARDS.	II.		
Hyas araneus LINNÉ.	I 12. VII 4.		
H. coarctata LEACH.	I 12.		
Hypocœlus granulatus DE HAAN.		IV 2, 3, 7.	
Hypopeltarion spinulosum WHITE.		I.	
Ilia nucleus HERBST.	I 2, 8.		
Inachus dorsettensis PENNANT. (= *In. scorpio* FABRICIUS).	I 12.		
I. dorynchus LEACH.	I 12. VII 4.		
I. thoracicus ROUX.	I 12. V 10.		
Ione.			I 2.
Ionella.			I 2.
Lambrus.	V 13.		
Leptodius.		IV 1.	
Lissa chiragra LEACH.	I 2.		
Lophogaster.	II.		
Lupées (voir Neptunes).			
Lysmata.	VII 2.		
Maia squinado HERBST.	I 12. III. IV 5, 7. V 10. VI. VII 4. IX.		
Menippe.		IV 3.	
Mictyris longicarpus.	I 11.	V.	
Monocarpidea.	VIII 1.		
Munida bamffia PENNANT	I 7. V 4.		I 2.
Mysidés.	II.		
Mytilus edulis.	I 11.		I 2.
Natantia.	I 3.		
Nautilograpsus minutus FABRICIUS. (= *Planes Linnæana* LEACH = *Grapsus testudinum* ROUX).	I 11.		
Nebalia.	II.		
Nephrops norvegicus LINNÉ.	I 5. V 4. VI.		
Neptunes (voir aussi *Neptunus*, *Callinectes*, *Amphitrite*).	II.	III 3, 4, 6, 7, 8.	
Neptunus.			
N. pelagicus LINNÉ.	I 10.		
N. sanguinolentus HERBST.	I 10.	III 1, 2, 6, 7.	
N. Sayi GIBBES.	I 10.	III 2, 4.	
Nika edulis RISSO.	I 4. V 3. VIII 1.		
Osachila tuberosa STIMPSON.		I.	
Oxyrhynques.	I 12. V 13.		
Oxystomes.	I 8. II. V 6, 13. IX.		
Pachygrapsus marmoratus FABRICIUS.	I 1, 2, 11. V 9. VI.		I 1, 2.
P. transversus GIBBES.	I 11.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Paguridés.	I 6. II. V 5. VI. VII 3. VIII 4.		I 2.
Paguristes maculatus Risso.	I 6. V 5. VI. VIII 4.		
Pagurus striatus Latreille.	I 6. V 5. VI.		
Palæmon (Leander).	V 3. VI. VIII 1.		
P. Leachi Bell.	I 4.		
P. rectirostris Zaddach.	I 4.		
P. serratus Pennant.	I 4. II. V 3.		
P. squilla Linné.	I 4. V 3.		
P. treillianus Risso.	I 4. V 3.		
P. xiphias Risso.	I 4. V 3.		I 1.
Palæmonetes varians Leach.	I 4.		
Palémonidés.	I 4. VII 2. VIII 1.		I 2.
Palinuridés.	V 4.		
Palinurus vulgaris Latreille.	I 7. V 4. VI. VII 3.		
Pandalidés.	VII 2.		
Pandalus annulicornis Leach.	I 4. II. VII 2. VIII 1.		
Panopeus.		IV 5, 7.	
P. affinis Str. Kingsley.		IV 5.	
P. angustifrons B. et Rathbun.		IV 5.	
P. depressus S.-J. Smith.		IV 5.	
P. Harrisii.		IV 5.	
P. Harttii S.-J. Smith.		IV 5.	
P. ovatus B. et Rathbun.		IV 5.	
P. peruvianus A. Milne-Edwards.		IV 5.	
P. purpureus Lockington.		IV 5, 7.	
P. planus S.-J. Smith.		IV 5.	
P. Sayi S.-J. Smith.		IV 5.	
P. texanus.		IV 5.	
Paragalene longicrura Nardo.		IV 3, 6, 7.	
Pénéidés.	I 3. II. VII 1, 2.		
Peneus.	VII 2.		
Perophóra.			I 2.
Phlyctenoxanthus erosus.		IV 2, 7.	
Phryxus.			I 2.
Phyllopodes.	II.		
Phymodius.		IV 3.	
Pilumnus.	V 8. VI.	IV 5.	
P. hirtellus Linné.	I 2. 11. V 8.		I 1, 2.
P. spinifer Milne-Edwards.	I 2, 11. V 8.		I 1.
P. villosus Risso.	I 2, 11.		
Pinnotheres pisum Linné.	I 11.		I 2. II.
Pinnothéridés.	I 11. II.		
Pinnotherion vermiforme Giard et Bonn.			I 2.
Pirimela denticulata Montagu.	I 11.		II.
Pisa.	I 2, 12.		
P. corallina Risso.	I 2.		
P. Gibsi Leach.	I 12.		
P. tetraodon Pennant.	I 2. V 10, 12. VII 4.		II.
Plagusia chabrus White.	I 11.		

	1re partie	2e partie	3e partie
P. squamosa LATREILLE.	I 11.		
Platyonichidés.		III.	
Platyonichus LATREILLE (voir aussi *Portumnus* LEACH).		III.	
Pl. bipustulatus MILNE-EDWARDS. (= *Pl. purpureus* DANA).		III 3, 8.	
Pl. ocellatus LATREILLE.	I 10.	III 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8.	
Pleurocrypta galatheæ HESSE.			I 2.
P. intermedia GIARD et BONNIER.			I 2.
P. porcellanæ GIARD et BONNIER.			I 2.
P. strigosa GIARD et BONNIER.			I 2.
Pleurocryptella.			I 2.
Podophthalmus vigil FABRICIUS.		III 1, 2, 3, 4, 7, 8.	
Polybius Henslowi LEACH.	I 10. V 8.	III 1. 3, 4, 6, 7, 8.	
Polycarpidea.	VIII 1.		
Porcellana.	V 4. IX.		I 2.
P. longicornis PENNANT.	I 7. V 4. VIII 3.		I 2.
P. platycheles PENNANT.	I 7. V 4. VIII 3.		
Portumnus LEACH		III 8.	
Portumnus variegatus LEACH. (= *Platyonichus latipes* PENNANT).	I 10, 11. IV 7. V. 8.	III 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8.	I 2.
Portumnoïdes Garstangi BOHN. (= *Portumnus nasutus* LATREILLE).	V 7.	III 1, 2, 3, 6, 7, 8.	
Portunicepon cervicornis RISSO.			I 2.
Portunidés.	I 10. V 8, 13.	III.	
Portunion Kosmanni GIARD ET BONNIER.			I 2.
P. mænadis GIARD ET BONNIER.			I 2.
P. Moniezi GIARD.			I 2.
P. salvatoris KOSSMANN.			I 2.
Portunus.	I 10. V 8. VI.	III 4, 6, 7, 8.	
P. arcuatus LEACH. (= *P. Rondeleti* RISSO).	I 4. 10, 11. V 8. VI.	III 3.	I 2.
P. corrugatus PENNANT.	I 10. V 8. VI.		I 2.
P. depurator LINNÉ. (= *P. plicatus* RISSO).	I 10. V 8.	III 1, 2, 3, 7.	
P. holsatus FABRICIUS.	I 10.	III 3, 6.	I 2.
P. marmôreus LEACH.	I 10.		
P. puber LINNÉ.	I 10. IV 5, 7. V 8. VI.	III 1, 2, 3, 4, 6, 7.	I 2.
P. pusillus LEACH.	I 10.	III 3, 8.	II.
P. tuberculatus ROUX.	I 10.	III 1, 3, 4, 8.	
Priapon Fraissei GIARD ET BONNIER.			I 2.
Pseudione callinassæ KOSSMANN.			I 2.
P. Fraissei KOSSMANN.			I 2.
P. Hyndmanni BATE ET WESTWOOD.			I 2.
P. insignis GIARD ET BONNIER.			I 2.
P. proxima BONNIER.			I 2.
Pseudocorystes armatus MILNE-EDWARDS.		I.	
Pseudozius Bouvieri A. MILNE-EDWARDS.		IV 4, 5, 7.	
Pylocheles.	I 6.		
Reptantia.	I 3. 11. V 4. VII 3.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Sabelliphilus elongatus SARS.			I 2.
Sacculines.			I 1.
Schipozodes.	II.		
Scyllarus arctus LINNÉ.	I 7. V 4. IX.		I 2.
Sésarmes.	II.		
Spirontocaris.	VIII 1.		
Stenorhynchus.			
S. Ægyptius MILNE-EDWARDS.	I 4.		
S. phalangium PENNANT.	I 12. VII 4.		
S. tenuirostris LEACH.	I 12. V 10.		
Synalpheus.	VIII 1.		
Telmessus serratus WHITE.		I.	
Thalamita sima MILNE-EDWARDS.		III 1, 4, 6, 7.	
THALASSINIDÉS.	I 5. V 4. VI. VII 3.		I 2.
Thalassocaris.	VIII 1.		
Thia polita LEACH.		I.	
Trichocera orogonensis DANA.		II.	
Upogebia stellata MONTAGU.	I 5. V 4.		I 1, 2.
Virbius.	I 4. II. VIII 1.		
V. varians LEACH.	I. 4. II. V 3. VII 2. VIII 1.		I 1.
V. viridis OTTO.	I 4. II. VII 2.		
(+ *H. Brullei* M.-EDW.).			
Xanthidés.	V 8, 13.	IV. V.	
Xantho.		IV 1, 7.	
X. bidentatus MILNE-EDWARDS.		IV 1.	
X. floridus MONTAGU.	I 11. V 8.	IV 1.	I 2.
(= *X. incisus* LEACH)			
X. punctatus MILNE-EDWARDS.		IV 1.	
X. rivulosus RISSO.	I 2, 11. V 8.	IV 1.	
X. tuberculatus COUCH.	I 11.	IV 1.	
X. varius.		IV 1.	
Xanthodes.		IV 1, 7.	
X. eriphioïdes A. MILNE-EDWARDS.		IV 1.	
X. granosus M. EDWARDS ET BOUVIER.		IV 1.	
X. melonodactylus A. MILNE-EDWARDS.		IV 1.	
X. Talismani M. EDWARDS ET BOUVIER.		IV 1.	
X. Taylori STIMPSON.		IV 1.	
Xanthodius Sternberghi STIMPSON.		IV 1, 7.	
Xylopagurus.	I 6.		
Zozymus.		IV 7.	

B. — Points de vue divers envisagés dans l'étude des Crustacés.

	1re partie	2e partie	3e partie
Abdomen.	I 5, 6.		
Abdominaux (appendices).	V 3, 4.		
Acidité (variations de l') de l'eau de mer.	I 1.		
Acides [Voir Carbonique (acide)].			
Actinies associées aux Pagures.	I 6.		
Activité (variations de l').	I 4, 6, 7.		
Activité (influence de l') sur les mouvements respiratoires.	V3, 4,5,6,7,11. VIII 1.		I 1.
Age (variations physiologiques et morphologiques s'effectuant avec l').	V 7. VIII 4.	II.	
Albinisme.	I 9.		
Algues (distribution des).	I 2.		
Algues (influence des) sur les Crustacés. [Voir aussi *Cystoseira*, *Halydris*, Corallines, *Lithothamnium*, Coralligènes (fonds), Broundo].	I 1, 11.		II
Aliments (préhension des).	I 5, 6.		
Ammoniaque (influence de l') sur les Crustacés.	I 8, 11. V 9.		
Ammoniaque (formation de l').	I 1.		II
Ammoniaque (variations de l').	I 2.		
Amputations (conséquences de certaines).	V 6. VIII 4.		
Analyse chimique de l'eau de mer.			II
Antennes externes [Voir aussi Prostomiale (chambre)].	I 5, 6. V 7.		
Antennules. [Voir Prostomiale (chambre)].			
Appats.	I 5, 6.		
Appendices (constitution des).	II		
Arcachon (conditions éthologiques de la station d').	I 2.		
Arthrobranchies.	II		
Asphyxie (influence de l') sur les Crustacés.	V 3, 7.		
Asphyxie (résistance à l').			II
Association biologiques [Voir Actinies, Chætoptère].	I 6, 11.		
Asymétrie.	I 6.		
Attitudes (influence des) de l'animal sur les mouvements respiratoires.	IV 3, 4. V 8.		
Avertisseurs (poils).	V 7.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Bactéries (influence des) sur la composition de l'eau.	I 1.		
Baryte (influence de la) sur les Crustacés.	V 6.		
Bathymétrique (distribution).	I 6, 10, 12.		
Branchiales (formules).	II	III 4. IV 1, 4, 5, 6.	
Branchiale (chambre).		III 3.	
Branchiale (influence de la longueur de la chambre) sur les mouvements respiratoires.			
[Voir Indices].	IV 3, 4.		
Branchie (constitution de la) [Voir Trichobranchies, Phyllobranchie].	II.VII 4.		
Branchie (ornementation de la).	VII 4.	III 6. IV 1, 2, 3.	I 2.
Branchies (disposition des).	VII 3.		
Branchiostégite [Voir aussi Carapace, Entrée de l'eau, Orifices respiratoires].	III.V 4.		
Broundo.	I 2, 4, 6, 8, 11, 12.		I 1.
Calcification.	I 1.		
Carapace (forme de la). [Voir aussi Indices].		IV 1, 3, 4, 5, 6.	
Carapace (mouvements de la).	V 3, 4.		
Carbonique (absorption de l'acide) par les Crustacés.	I 1.		II.
Carbonique (dégagement de l'acide) par les Crustacés.	I 1.		
Carbonique (influence de l'acide) sur les Crustacés.	I 11. V 7, 9.		
Carbonique (variations de l'acide) dans les mers.	I 1.		II.
Carpe (multiarticulation du). [Voir aussi Nettoyeuses (pattes)].	VIII 1.		
Chætoptère (commensaux des).	VIII 3.		
Chaux (influence de l'eau) sur Crustacés).	V 9.		
Chaux (emploi de l'eau).			II.
Chimique (variations de la composition) de l'eau de mer.	I 1.		
Chimiques (influences). [Voir Oxygène, Carbonique (acide), Ammoniaque, Chaux].	V 6, 9, 11.		
Chitinisation (divers modes de).		I. II. III 8. IV 1, 2, 5.	
Coloration. [Voir Pigmentation].			
Combats.	I 5, 6.		
Convergences adaptatives.		I.	
Coquilles (recherche des) par les Pagures.	I 6.		
Coralliens (récifs).	I 4.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Coralligènes (fonds).	I 4.	I. III 8.	
Corallines.	I 2, 4.		
Corrélatifs (caractères).	VIII 1. IX.		
Courants de surface.			I 2.
Coxa des pattes.	II. V 4.		
Crassats.	I 2.		
Cystoseira.	I 2, 4, 12.		
Dépigmentation.	I 5, 6.		
Désalure (influence de la) sur les Crustacés.	I 11. V 9.		
Dyspnées toxiques.	V 12.		
Emersion (conséquences mécaniques de l').	IV 3, 4.		
Emersion (influence de l') sur les Crustacés.	V 7.		
Emersions (méthode des).	IV 5. V 2.		
Emotions (influence des) sur les Crustacés.	I 6. VI.		
Endopodites.	II.		
[Voir aussi Nettoyeurs (appendices)].			
Endostome.		III 1, 2. IV.	
Enfouissement.	I 10.		
[Voir aussi Fouisseuse (vie)].			
Entrée de l'eau (variations de la forme et de la longueur de la fente d').	IV 3, 4, 6.	III 5. IV 3.	
Epimères.	II.		
Epipodites (nombre des).	II. VII. VIII 1.		
Epipodites (ornementation des).		III 7. IV 1,2,3,4,5,6.	
Epipodites (rôle et fonction des).	III. IV 6. V 4. VII.		
Epistome.		I. III 1.	
Erratiques (Crustacés).	I 11.		
Excitants (divers).	V 1.		
Excrétion (influence des produits d') sur la respiration des Crustacés.	I 11. V 9.		
Exopodites.	II. VI.	III 2.	
Fatigue (influence de la) sur les Crustacés.	I 11. V 9.		
Faux-pas du scaphognathite.	V 10.		
Front.			
[Voir Prostomiale (chambre)].			
Frottements (conséquences des).	VII 1, 2, 4.		
Fouisseuse (vie).	I 4, 5, 6, 8, 10, 11. V 4,		
[Voir aussi Prostomiale (chambre)].	5, 6, 7, 8. VI. IX.	I. II. III. IV.	
Gouttières respiratoires.	V 11.		
Gulf stream (influence du).	I 4.		
Habillement par les Algues ou le sable.	I 5, 6, 8, 11, 12. V 6. VIII 5.		I 1.
Habitat (influence de l') sur la respiration des Crustacés.	V 7.		
Halydris.	I 2, 12.		
Hermelles (bancs d').	I 2, 12.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Indices.		II. III 3, 8. IV 3, 5.	
Infection parasitaire.			I 2.
Inhibition.			
[Voir Lumière].			
Jersey (conditions éthologiques des îles).	I 2.		
Kinétogénèse.	V 11.		
Lacini (rôle des) des pattes-mâchoires internes.	V 6. IX.	III 2. IV 3, 4, 5, 6. V.	
[Voir aussi Portunien (lobe)].			
Lithothamnium.	I 2, 4, 6, 8, 10, 12.		
Locomotion.	I 4, 5, 6.	IV 3, 4.	
Locomotion (influence de la) sur les mouvements respiratoires.	VI.		
Lumière (influence de la) sur les Crustacés.	I 6, 7, 8. VIII, 3.		
Marin (milieu).	I 1.		
Marseille (conditions éthologiques de la station de).	I 2.		
Maxillipèdes antérieurs.	IX.		
[Voir aussi Lacini].			
Maxillipèdes postérieurs.			
[Voir Prostomiale (chambre)].			
Mécaniques (influences).	V 11.		
Migrations des Crustacés.	I 4, 10, 11.		
Mimétisme.	I 4, 10.		
Mœurs des Crustacés.	I, en particulier I 6.		
Nageuse (vie).	I 10. VI.		
[Voir aussi Pélagiques (formes)].			
Nerveuses (influences).	V 11. VI.		
Nerveux (réflexes).	V 1, 4, 6. VI. VII 3. VIII 3, 4.		
Nettoiement de la carapace.	I 5, 6. V 6.		
Nettoiement des branchies.			
[Voir Epipodites et Nettoyeuses (pattes)].			
Nettoyeuses (pattes).	VIII.		
Œufs (influence des) sur la respiration des Crustacés.	V 3, 4.		I 1.
Orbitaires (parois).			
[Voir Prostomiale (chambre)].			
Orifices respiratoires postérieurs.	III. IV 3, 4, 6. V 8.		
Orifices respiratoires antérieurs.	III. V 6.	III. IV.	
[Voir Lacini].			
Ornementation de la carapace.		I. II. III 8. IV 1, 2, 3, 5.	
Ornementation de la branchie.			
[Voir Branchie].			
Ornementation des épipodites.			
[Voir Epipodites].			
Oscillations de l'eau.	V 4, 6.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Oxygène (absorption de l') par les Crustacés.	I 1.		
Oxygène (influence de l') sur les Crustacés.	V 7.		
Oxygène (sensibilité à l').	I 11.		
Pagurienne (vie).	I 6. VI.		
Parasitaire (infection). [Voir Infection].			
Parasite (fixation du).			I 2.
Parasite (respiration du).			I 2.
Parasites (crabes).	I 11.		
Parasites (influence des) sur les Crustacés.	I 11. V 4.		I
Pélagiques (formes).	I 10.	III.	
Pattes. [Voir Maxillipèdes, Thoraciques (pattes), Nettoyeuses (pattes)].			
Phtaléine du phénol (emploi de la).			II
Phyllobranchies.	VII 4.		
Phylogénie des Crustacés.	I 5, 8.	III 8. IV 7. V.	
Physiogénèse.	V 11.		
Pigmentaires (associations).			III.
Pigmentation des Crustacés.	I 6, 10.	II. III 8. IV 3.	
Pigmentation (variations de la).	I 4.		
Pigments (relations des) avec les phénomènes respiratoires.	V 3, 5.		
Pinces (rôle des).	V 6.		
Pleurobranchies.	II.		
Podobranchies.	II.		
Polymorphisme.	III 3.		
Portunien (lobe).		III 2. IV.	
Posidonia (racines des).	I 2, 4.		
Poudres *colorées* (emploi des).	IV 7. V 2.		
Préhension des aliments. [Voir Aliments].			
Prélabiaux (orifices). [Voir aussi Lacini].	IX.	III 2.	
Proépipodite.	II.		
Profondeurs (modifications des Crustacés dues à la vie dans les).	V 3, 4, 5, 11.		I 1.
Prostomiale (chambre).	IX.	I. II. III 1. IV 1, 2, 3, 4, 5, 6.	
Ptérygostomien (rebord). [Voir Prostomiale (chambre)].			
Réflexes. [Voir Nerveux (réflexes)].			
Renversement du courant respiratoire.	IV 8. V tous les §.		
Respiration des parasites. [Voir Parasites].			
Respiratoire (intensité) des Décapodes.	I 1.		I.

	1re partie	2e partie	3e partie
Sable (influence de la vie dans le). [Voir Fouisseuse (vie)].			
Saumâtres (eaux).	I 2, 4, 11.		
Scaphognathite (rôle du, fonctions du).	III. V tous les §.		
Scaphognathite (force, travail, fatigue du).	IV 1, 2, 3, 4, 8.		
Sécheresse (influence de la) sur les Crustacés.	I 7.		
Sédentarité (influence de la).	V 6, 8, 10, 11.		
Sétigères (tubercules).	VII 2.		
Sociabilité.	I 6.		
Suberites associés aux Pagures.	I 6.		
Tactile (sensibilité) des Crustacés.	I 5, 6, 8.		
Taille (modifications en rapport avec la).	V 5, 7.		
Tamaris (conditions éthologiques de la station).	I 2.		
Température (variations de la).	I 1.		
Température (influence des variations de la) sur les Crustacés.	I 4, 6, 11.		
Thoraciques (pattes). [Voir aussi Nettoyeuses (pattes) et Pinces].	I 5, 6. V 3, 5.		
Vaast (conditions éthologiques de la station de St-).	I 2.		
Variations de forme. [Voir aussi Indices].	I 4.	IV 1, 5	
Variations de teinte. [Voir Pigments].			
Vase (influence de la vie dans la).	V 7.		
Virages (méthode des).			II.
Vision des Crustacés.	I 4, 6.		
Wimereux (conditions éthologiques de la station de).	I 2.		
Yeux (influence de la section des).	I 4, 6.		
Zostères. [Voir aussi *Posidonia*].	I 2.		

TABLE DES MATIÈRES.

INTRODUCTION 1
Historique 5

Première Partie.

CHAPITRE I. Aperçu sur la phylogénie et l'éthologie des Crustacés Décapodes 6
§ 1. *Le milieu marin* 6
§ 2. *Étude des divers habitats dans les stations où a été fait ce travail, et en particulier étude de la nature du fond* 11
St-Vaast-la-Hougue. — Les détroits. Les fonds vaseux. Les Zostères. Diverses zones caractérisées par les Algues 11
Wimereux. — Bancs d'Hermelles. Sables 14
Arcachon. — Les sables 15
Marseille. — Faune des ports. Calangues à Ulves et calangues à Algues incrustantes. Broundo. Prairies de *Posidonia* 15
Tamaris. — Racines des *Posidonia* 16
§ 3. Natantia *et* Reptantia 17
§ 4. *Divers modes de vie des Eucyphota* 17
Alphéidés. — Conditions spéciales de l'habitat de l'*Athanas nitescens*. En général, les Alphéidés recherchent les Algues calcaires et les formations coralliennes ; ils sont sédentaires et offrent des convergences reptantiennes 18
Hippolytidés. — *Hippolyte* et *Virbius*. L'*H. Cranchi* se rapproche des Alphéidés par l'habitat. Les *Virbius*, au contraire, sont indifférents au choix de l'Algue, et présentent le phénomène de l'adaptation chromatique 20
Palémonidés. — Leur grande activité. Les espèces et leurs divers habitats 21
Nika 23
Crangon 24
Formes saumâtres 24
§ 5. *De l'adaptation reptantienne. Homaridés et Thalassinidés* 24
Homards. — Locomotion. Nettoiement de la carapace. Abris divers et enfouissement. Combats, défense, préhension des aliments. Attitude spéciale de l'abdomen 25

Nephrops 26
Écrevisses 27
Gébies et Callianasses. — Habitat et teintes. Enfouissement. Locomotion 27
Thalassinidés et Homaridés 28
§ 6. *De l'adaptation pagurienne* 29
Habitats 31
Pigmentation 33
Mœurs 34
Locomotion. — Choix d'un abri. Pénétration dans la coquille. Progression à l'intérieur de la coquille et rétractions brusques. Déplacements généraux. Activité 34
Sensibilité visuelle et sensibilité tactile. — Influence de la vie fouisseuse, de la profondeur. Relations entre l'œil et l'abdomen. 39
Sociabilité. — Vie en société ; combats ; appâts ; associations avec d'autres animaux 41
§ 7. *Galathées et Porcellanes. — Langoustes et Scyllares* 42
§ 8. *Les Crabes primitifs. — Caractères ancestraux des Dromiacées. Affinités chimiques des Oxystomes. Enfouissement des Corystidés* .. 44
Dromiacées 44
Oxystomes 45
Corystidés 46
§ 9. *Les Cancéridés.* — Ils dérivent de formes fouisseuses corystidiennes. Cas d'albinisme et leur explication 48
§ 10. *Les Crabes nageurs (Portunidés)* 48
Formes fouisseuses. — *Portumnus variegatus. Platyonichus ocellatus* 49
Formes pélagiques. — *Neptunus, Callinectes* 49
Formes à genre de vie variable. — *Polybius Henslowi.* Les Portunes. Les Carcins 50
§ 11. *Les Crabes littoraux, terrestres et d'eau douce* 53
Portunidés littoraux 53
Xanthidés littoraux 53
Grapsidés 54
Des associations biologiques chez les Crabes littoraux 57
Crabes terrestres et Crabes d'eau douce 58
Crabes parasites 58
§ 12. *Les Oxyrhynques* 59
Conclusions 60
Agents chimiques 60
Chaleur 61
Lumière 62
Agents mécaniques 62
Influences nerveuses 63
CHAPITRE II. Schéma de l'appareil respiratoire chez les Crustacés Décapodes 64

CHAPITRE III. Aperçu sur le fonctionnement de l'appareil respiratoire (Expériences de Milne-Edwards) 68

CHAPITRE IV. Discussion raisonnée et expérimentale de l'opinion de Milne-Edwards sur la circulation de l'eau dans la chambre branchiale.

§ 1. *Complexité du problème ; ses données* 70
Données mécaniques 70
Données biologiques. Force du scaphognathite 70

§ 2. *Travail du scaphognathite* 72

§ 3. *Fatigue du scaphognathite* 73
Diminution des frottements 75
Diminution de la longueur de la chambre branchiale 75
Diminution de densité du fluide respiratoire (Influence de l'émersion) 79
Diminution de *na* 80

§ 4. *Conclusions des paragraphes qui précèdent* 80

§ 5. *Critique des expériences de Milne-Edwards et de la méthode des émersions* 82
Expériences sur de grosses Araignées de mer *(Maia squinado)* .. 82
Expériences sur de gros Tourteaux *(Cancer pagurus)* 83
Expériences sur de gros Portunes laineux *(Portunus puber)* 84
Conclusions des expériences sur les gros Crabes 84
Expériences sur des Crabes de taille diverse 85

§ 6. *Influence regrettable des erreurs de M.-Edwards* 86

§ 7. *Méthode des poudres et des liquides colorés* 87
Expériences sur les *Maia* 88
Expériences sur les *Cancer* 88
Expériences sur les *Portunus puber* 88
Expériences sur les *Carcinus mænas* 88
Nouvelles expériences sur les *Maia* 89
Nouvelles expériences sur les *Cancer* 89

§ 8. *Du renversement du courant respiratoire et de ses conséquences.* 91

CHAPITRE V. Etude physiologique du scaphognathite 94

§ 1. *Différents modes d'excitation* 94

§ 2. *Procédés que l'on peut employer pour l'étude physiologique du scaphognathite et leurs défauts* 96

§ 3. *De l'allure du scaphognathite chez les* Eucyphota 98
Expérience sur les Palémons de nos côtes. — Méthode employée pour l'étude du scaphognathite. Palémons de la Manche et de l'Océan. Palémons de la Méditerranée. Conclusions 99
Expériences sur les *Virbius* 103
Expériences sur d'autres *Eucyphota*. — *Athanas nitescens. Alpheus Edwardsi. Nika edulis. Crangon vulgaris* 104
Conclusions 106

§ 4. *Mouvements combinés du scaphognathite et de la carapace chez les Macroures marcheurs. — Homaridés. — Thalassinidés. — Galathéidés. — Palinuridés* 107
A. Homaridés 107
1. Observations et expériences sur les Homards 107
2. Observations et expériences sur les Ecrevisses 109
3. Observations et expériences sur les *Nephrops* 109
B. Thalassinidés 109
1. Observations et expériences sur les *Gebia deltura* 110
2. Observations et expériences sur les *Upogebia stellata* 111
3. Observations et expériences sur les *Callianassa subterranea* 112
Conclusions 112
C. Galathéidés 113
1. Observations et expériences sur les Galathées 113
2 Observations et expériences sur les *Munida Bamffia* 114
3. Observations et expériences sur les Porcellanes 115
Conclusions 115
D. Palinuridés 116
1. Observations et expériences sur les Langoustes 116
2. Observations et expériences sur les Scyllares 117
Conclusions 119
Conclusions générales 119
§ 5. — *De l'influence de l'activité et des mœurs sur le scaphognathite des Pagures* 120
1. Observations et expériences sur les *Eupagurus bernhardus* de la Manche 121
2. Observations et expériences sur les Pagures actifs de la Méditerranée. — *Clibanarius misanthropus.* — *Eupagurus anachoretus* — *Eupagurus cuanensis.*— *Diogenes pugilator et ses variétés* 122
3. Observations et expériences sur les Pagures sédentaires de la Méditerranée. — *Paguristes maculatus.* — *Pagurus striatus* 126
Conclusions 126
§ 6. *Des variations de l'allure du scaphognathite chez les Crabes primitifs* 127
1. Dromies 127
2. Ebalies et Calappes 128
3. *Corystes* et *Atelecyclus* 133
4. *Cancer* 134
Conclusions 134
§7. *De l'influence de l'habitat sur le scaphognathite du* Carcinus mænas 134
Expériences effectuées aux environs de St-Vaast 134
Expériences effectuées à Wimereux et à Boulogne-sur-Mer 141

§ 8. *Persistance des renversements prolongés chez les Portunidés et les Xanthidés. — Vie fouisseuse et vie subaérienne* 141

A. Portunidés 142

Portunidés exclusivement fouisseurs 142

P. franchement pélagiques 142

P. littoraux et migrateurs 142

1. Portunes 142

2. Polybies 144

Résumé 145

B. Xanthidés 145

1. Xanthes 145

2. *Pilumnus* 147

3. Eriphies 148

§ 9. *De l'influence des agents chimiques sur le scaphognathite du* Pachygrapsus marmoratus 149

1. Influence des produits d'excrétion de l'animal 149

2. Influence de l'acide carbonique 150

3. Influence des poisons de la fatigue 151

4. Influence de la désalure progressive 152

5. Influence simultanée de la fatigue et de la désalure 153

6. Influence de la chaux et de l'ammoniaque 154

§ 10. *De l'influence de la sédentarité sur le scaphognathite des Oxyrhynques* 156

§ 11. *Des influences chimiques, mécaniques et nerveuses s'exerçant sur le scaphognathite* 158

I. Influences chimiques. — Activité et sédentarité. — Animaux littoraux et animaux des fonds 158

II. Influences mécaniques 161

III. Influences purement nerveuses 161

Conclusions 162

§ 12. *Mécanisme du renversement* 162

§ 13. *Des mouvements du scaphognathite dans leur rapport avec la phylogénie* 165

CHAPITRE VI. Etude physiologique des exopodites des pattes-mâchoires 168

I. Ressemblance fonctionnelle entre les exopodites des pattes-mâchoires et le scaphognathite 168

II. Influence du genre de vie sur les mouvements des exopodites des pattes-mâchoires. — Vie nageuse. Vie pagurienne. Vie fouisseuse 170

III. Influences nerveuses qui agissent sur les mouvements des exopodites des pattes-mâchoires.— Pagures. Portunes. *Maia* 172

CHAPITRE VII. Etude physiologique des épipodites 176

§ 1. *Epipodites des Pénéidés* 176

§ 2. *Epipodites chez les* Natantia 178
§ 3. *Epipodites chez les* Reptantia 182
I. Homaridés-Thalassinidés. — *Homarus vulgaris. Astacus fluviatilis.* Gébies et Callianasses 182
II. Palinuridés 185
III. Galathéidés et Paguridés 186
IV. Crabes 186
§ 4. *Epipodites et ornementation de la branchie* 189

CHAPITRE VIII. Etude physiologique des endopodites thoraciques. (Pattes nettoyeuses) 194
§ 1. *Pattes nettoyeuses des Eucyphotes* 194
§ 2. *Pattes nettoyeuses des Homaridés-Thalassinidés* 200
§ 3. *Pattes nettoyeuses des Galathéidés* 201
§ 4. *Pattes nettoyeuses des Paguridés* 203
§ 5. *Pattes nettoyeuses des Crabes* 205

CHAPITRE IX. Etude physiologique des antennes et des appendices buccaux 206

Deuxième Partie.

Conséquences morphologiques et phylogéniques.

CHAPITRE PREMIER. La chambre prostomiale des Corystidés 211

CHAPITRE II. Les Cancéridés 224

CHAPITRE III. Les Portunidés 229
§ 1. *Les Portunidés ont-ils à l'origine une chambre prostomiale?* 230
§ 2. *Orifices antérieurs des gouttières du scaphognathite. (Lobe portunien)* 240
§ 3. *Chambre branchiale* 244
§ 4. *Formules branchiales* 247
§ 5. *Entrée de l'eau dans la chambre branchiale* 249
§ 6. *Ornementation de la branchie* 250
§ 7. *Ornementation des poils des épipodites* 257
§ 8. *Résumé. — Aperçu sur la phylogénie des Portunidés. — Nouvelle classification* 261

CHAPITRE IV. Les Xanthidés 272
§ 1. *La série des Xanthes* 273
§ 2. *Les Actées* 288
§ 3. *Le genre* Carpilius 291
§ 4. Pseudozius Bouvieri. Epixanthus frontalis. Eurytium limosum 297
§ 5. *Variabilité des Panopées* 302

§ 6. *Le* Paragalene longicrura..... 311
§ 7. *Aperçu sur l'origine et les affinités des divers Xanthidés*..... 313

CHAPITRE V. Conclusions. La vie fouisseuse et la phylogénie des Crabes..... 317

Troisième Partie. — Conséquences éthologiques.

CHAPITRE PREMIER. Associations parasitaires..... 323
§ 1. *Influence des parasites sur les mouvements respiratoires*..... 323
§ 2. *Influence des mouvements respiratoires variés sur l'établissement et le développement des parasites*..... 328
Relations entre la modalité des mouvements respiratoires de l'hôte et la nature des parasites..... 328
Mécanisme de l'infection parasitaire chez les Crustacés Décapodes. 331
Respiration du parasite et respiration de l'hôte..... 333

CHAPITRE II. Relations entre les animaux et les plantes..... 335

CHAPITRE III. Associations pigmentaires..... 341

CONCLUSIONS..... 342

BIBLIOGRAPHIE..... 348

TABLE ANALYTIQUE..... 355

PUBLICATIONS

DE LA

STATION ZOOLOGIQUE DE WIMEREUX

SOUS LA DIRECTION DE

Alfred GIARD,

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR A LA SORBONNE.

II.

TRAVAUX DU LABORATOIRE

I. JULES BARROIS, Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires, *in-4°, 305 pages, 16 planches coloriées et noires* (1877) ..... **30** fr.

II. PAUL HALLEZ, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellaries, *in-4°, 213 pages, 11 planches* (1879) ..... **30** fr.

III. ROMAIN MONIEZ, Essai monographique sur les Cysticerques, *in-4°, 190 pages, 3 planches* (1880). **10** fr.

IV. ROMAIN MONIEZ, Mémoires sur les Cestodes, *in-4°, 238 pages, 12 planches* (1881) ..... **20** fr.

V. A. GIARD et J. BONNIER, Contributions à l'Étude des Bopyriens, *in-4°, 272 pages, 10 planches dont 6 coloriées, et 26 fig. dans le texte* (1887) ..... **40** fr.

VI. EUGÈNE CANU, Les Copépodes du Boulonnais, *in-4°, 354 pages, 30 planches dont 8 coloriées, et 20 fig. dans le texte* (1892) ..... **40** fr.

VII. MISCELLANÉES BIOLOGIQUES dédiées au professeur ALFRED GIARD à l'occasion du 25e anniversaire de la fondation de la Station zoologique de Wimereux (1874-1899), *in-4°, 636 pages, 33 planches et 30 fig. dans le texte* (1899) ..... **50** fr.

VIII. JULES BONNIER, Contribution à l'étude des Epicarides, les Bopyridæ, *in-4°, 478 pages, 41 planches et 62 fig. dans le texte* (1900) ..... **50** fr.

Dépositaires des Publications du Laboratoire de Wimereux-Ambleteuse.

Paris, GEORGES CARRÉ, 3, rue Racine ;
— PAUL KLINCKSIECK, 52, rue des Écoles ;
Berlin, FRIEDLÄNDER & SOHN, N.-W., 11, Carlstrasse ;
Londres, DULAU & C°, 37, Soho-Square.

Lille Imp. L. Danel.

ANTON
OOHRN

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00048 2737